



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**HISTORIA DE VIDA DE *Zidona dufresnei* DONOVAN, 1823
(MOLLUSCA: GASTROPODA) EN LA BAHÍA SAN ANTONIO,
UNA ESPECIE DE CRECIENTE INTERÉS COMERCIAL.**

Autor: Lic. María Andrea de las Mercedes Roche

Director: Dra. Maite Andrea Narvarte

Co- Director: Dra. Alejandra Rumi Macchi Zubiaurre

2013

*María
Pehreus*

A Mati, por caminar siempre a mi lado.

A mí, por no abandonar mi sueño.

Se puede albergar un sueño durante
años y años, y convertirlo en realidad
de repente. Sé paciente.

Te pasará, tarde o temprano:
la vida te abrirá la puerta,
y te permitirá entrar y dar una gran fiesta!

Louis Brown

AGRADECIMIENTOS:

A mi directora **Maite Narvarte**, "Maitecita", gracias por guiarme, aconsejarme y por abrirme las puertas no solo en lo laboral sino también en lo personal.

A mi co-directora **Alejandra Rumi**, por abrirme las puertas de la malacología con aquella pasantía de pregrado, como verás me encantó y no me fui más, gracias Ale!

A **Raúl González**, porque junto con Maite no dudaste en abrirnos las puertas de tu grupo, por ayudarnos a "entrar", por gestionar los proyectos que permitieron la realización de las campañas y varios cursos de posgrado, por estar siempre con la mejor onda! Gracias!

A **Soledad Avaca** por los consejos, las ideas y los mates compartidos a lo largo esta tesis, gracias Sole!

A **Lorena Storero**, por aquellas salidas de campo compartidas, por ayudarme cuantas veces te necesite, por hacerme encontrar el rumbo cuando me sentí perdida!! Gracias Ló!

A **Erica Oehrens** por realizar la portada de la tesis, gracias Eri por aceptar el desafío!

A mi amigos **Martín** (Gallinita) y **Nico** Aballay, **Alejandra** Oyola, **Florentina** Díaz y **Laura y Guido** por darme alojamiento durante mis cursos de posgrados y mis idas y venidas por el doctorado, y por ser incondicionales!

A **Caro** Taraborelli por estar más allá de la distancia, gracias amiga!

A **Diego** Gutierrez Gregoric por tantos años de malacología continental compartidos y por estar siempre!

A mis compañeros y colegas **Matías** Ocampo, **Paula** Zaidman, **Socorro** Doldan, **Marianela** Gastaldi, **Cecilia** Salas, **Guillermo** Svendsen, **Alejandra** Romero, **Fausto** Firstater, **Alonso** Medina y **Mariano** Soria por todos aquellos inolvidables momentos vividos dentro y fuera del ámbito laboral.

A los buzos **Sandro**, **Néstor**, **Pablo** y **Ruli** por tantas campañas compartidas siempre con buena onda.

A **Cacho** por estar siempre dispuesto a salir en busca de las caracolas.

A **Roxana Soler** por su asistencia como técnica.

A todos los integrantes del IBMPAS especialmente **Analía**, **Sabina**, **Lucrecia** y **Paul**.

A **Raúl Cardón** por gestionar todo lo que estuvo a su alcance para ayudarme en las salidas para cursos y congresos.

A la Dra. **Juliana Giménez** por sus contribuciones, por estar siempre dispuesta a responder mis inquietudes.

A **Nestor Rial** por el uso de su equipo de Rx.

A **Loreley Oviedo** por su ayuda en la toma de tomografías computadas y el posterior análisis de las imágenes y al técnico **David Vallejos**, del Hospital Regional de Comodoro Rivadavia muchas gracias!

A las instituciones que de una u otra manera me permitieron desarrollar el presente trabajo de tesis la **Universidad Nacional de La Plata y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo**, la **Universidad Nacional del Comahue** y el **Ministerio de Producción** de la provincia de Río Negro.

A **mis hermanas y sobrinos** por hacerme feliz, por alentarme a no bajar los brazos, por estar siempre!

Especialmente a mis "**Viejos**" **Susana y Oscar** por permitirme estudiar aquella loca carrera llamada Zoología, por darme todo lo que estuvo a su alcance para que logre mis sueños, **gracias!!!** Este era uno de ellos!

Deje para el final a mi incondicional, a mi amor, **Matías Maggioni** GRACIAS AMOR por estar siempre dispuesto a ayudarme en campañas, en muestreos, en todo!

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	4
Capítulo 1. Introducción general	
1.1. Generalidades de Caenogastropoda	7
1.2. La familia Volutidae	8
1.3. La especie en estudio	9
1.3. 1. Ubicación taxonómica	11
1.4. Marco Teórico	13
1.5. Objetivos	14
Capítulo 2. Metodología General	
2.1. Área de estudio y metodología general del muestreo	15
2.1.1. El Golfo San Matías	15
2.1.2. La Bahía San Antonio	15
2.2. Recolección de muestras	18
2.3. Procesamiento de muestras	22
2.3.1. Procesamiento en laboratorio	22
Capítulo 3. Características poblacionales de <i>Zidona dufresnei</i>	
3.1. Introducción	24
3.2. Materiales y métodos	24
3.3. Resultados	26
3.3.1. Densidad	26
3.3.2. Distribución de frecuencia de tallas	27
3.3.3. Distribución de frecuencia de pesos	29

3.3.4. Análisis morfogravimétricos	30
3.3.5. Proporción de sexos	33
3.4. Discusión	34

Capítulo 4. Crecimiento

4.1. Introducción	38
4.2. Materiales y métodos	39
4.2.1. Determinación de la edad y validación de anillos de crecimiento	40
4.2.2 Rayos X y Tomografía Computada	41
4.2.3. Estimación de los parámetros de crecimiento	42
4.2.3.1. Modelo de Von Bertalanffy	42
4.2.3.2. Modelo de Gompertz	43
4.3. Resultados	43
4.3.1. Determinación de la edad y validación de anillos de crecimiento	43
4.3.2. Rayos X y Tomografía Computada	45
4.3.3. Estimación de los parámetros de crecimiento	46
4.3.1.1. Modelo de Von Bertalanffy	46
4.3.1.2. Modelo de Gompertz	47
4.4. Discusión	49

Capítulo 5. Ciclo reproductivo

5.1. Introducción	54
5.2. Materiales y métodos	56
5.2.1. Análisis histológico de la gónada	56

5.2.2. Talla a la madurez de las hembras	57
5.2.3. Registro de temperaturas del agua de mar	57
5.2.4. Fecundidad	58
5.3. Resultados	59
5.3.1. Análisis histológico de la gónada	59
5.3.1.1 Análisis histológico de las hembras	62
5.3.1.2. Análisis histológico de los machos	69
5.3.2. Registro de la temperatura del agua	72
5.3.3. Talla a la madurez de las hembras	73
5.3.3. Fecundidad	75
5.4. Discusión	76

Capítulo 6. Desarrollo intracapsular: duración y descripción de estadios

6.1. Introducción	79
6.1.1. Terminología ¿Qué es una larva?	81
6.2. Materiales y métodos	82
6.2.2. Duración del desarrollo intracapsular en el ambiente natural	82
6.2.3. Desarrollo intracapsular: descripción	82
6.2.4. Observación de estadios ovicapsulares en el campo	83
6.3. Resultados	84
6.3.1. Duración del desarrollo intracapsular en el ambiente natural	86
6.3.2. Descripción de las ovicápsulas	87
6.3.3. Estadios del desarrollo intracapsular	91
6.3.4. Observación de estadios ovicapasulares en el campo	102
6.4. Discusión	104

Capítulo 7. Limitante en la historia de vida: depredación de las ovicápsulas

7.1. Introducción	110
7.2. Materiales y métodos	111
7.2.1. Diseño experimental en laboratorio	111
7.2.2 Muestreo en ambiente natural	113
7.3. Resultados	114
7.3.1. Diseño experimental en laboratorio	114
7.3.2. Muestreo en ambiente natural	116
7.4. Discusión	120

Capítulo 8. La pesca de *Zidona dufresnei* en la Bahía San Antonio

8.1. Introducción	122
8.2. Materiales y métodos	124
8.3. Resultados	124
8.3.1. Caracterización de la pesquería	124
8.4. Discusión	133

9. Conclusiones generales

138

10. Bibliografía

141

11. Anexo

160

11.1. Protocolo general para el tratado y confección de los cortes histológicos en parafina	160
11.2. Trabajos publicados relacionados con esta Tesis	162

**"HISTORIA DE VIDA DE *Zidona dufresnei* DONOVAN 1823
(MOLLUSCA: GASTROPODA) EN LA BAHÍA SAN ANTONIO, UNA
ESPECIE DE CRECIENTE INTERÉS COMERCIAL"**

RESUMEN

Zidona dufresnei es un caracol volútido endémico del Atlántico Sudoccidental, que se distribuye desde los 22 °S en Río de Janeiro (Brasil) hasta los 42 °S en el Golfo San Matías (Argentina). En su distribución austral compone una población particular dentro de la Bahía San Antonio, donde se encuentra en aguas someras ocupando bancos de sustratos arenosos con disponibilidad de cantos rodados, y donde quedan expuestos en las mareas bajas. Se trata de una especie dioica con fecundación interna, luego de la cual las hembras depositan una ovicápsula que adhieren a un sustrato duro. Es una especie de caracol marino de mayor importancia pesquera en el país, y en la Bahía San Antonio (Río Negro) desde hace más de 30 años soporta una pesquería artesanal de tipo familiar durante la temporada estival.

El objetivo principal del presente estudio fue generar información básica acerca de la estructura poblacional, el crecimiento individual, el ciclo reproductivo y el desarrollo intracapsular de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio. A lo largo del desarrollo de esta tesis, se respondieron los siguientes interrogantes: a) cómo es el patrón de crecimiento de la población de la Bahía San Antonio? alcanza esta población la edad conocida para esta especie? b) cómo es su ciclo reproductivo en esta bahía?, c) ¿cuántas ovicápsulas deposita una hembra por evento reproductivo? d) ¿cuánto tiempo demanda el desarrollo embrionario/larvario?, e) ¿cuáles son los cambios anatómicos que tienen lugar durante el mismo? y f) que especies depredan sobre las ovicápsulas del caracol atigrado en la Bahía San Antonio?

Se realizaron campañas mensuales desde septiembre de 2006 hasta marzo de 2010. Se registraron variables morfogravimétricas, se determinó el sexo de cada individuo, se fijó material gonadal para estudios histológicos y se guardaron conchas para realizar estudios de crecimiento. Para conocer el desarrollo intracapsular en condiciones naturales y los

potenciales depredadores de ovicápsulas se llevaron a cabo experimentos en ambiente natural. Con el fin de caracterizar la pesquería de *Z. dufresnei* se acompañó a un pescador experimentado (que pesca el 90 % de la captura de este caracol en la Bahía San Antonio), y se analizaron sus capturas.

El rango de tallas obtenido estuvo comprendido entre los 66,6 y 128,6 mm para las hembras y 65,5 y 124,2 mm para los machos. La densidad varió entre 0 – 0,067 individuos m⁻² dependiendo de la fecha de muestreo. La proporción de sexos no difirió significativamente de 1:1.

Se determinó la edad a través del conteo de líneas de crecimiento en la concha a partir de cortes alrededor de la columela, y utilizando datos de talla-edad se describió el crecimiento con los modelos de von Bertalanffy y Gompertz. Los individuos de la población estudiada alcanzarían los 13 años de vida.

El desarrollo gonadal, indicó que el período reproductivo de la población de la BSA se extiende desde fines de invierno hasta comienzos de otoño. En ese período se observaron tanto hembras en oviposición como ovicápsulas de distintos estadios en el ambiente. La duración del desarrollo intracapsular en condiciones naturales fue estudiada por primera vez para esta especie. Los juveniles de *Z. dufresnei* eclosionaron con una talla promedio de 8,7 mm luego de 35, 3 días promedio (DE = 3,5). Para el estudio del desarrollo intracapsular se observaron, contabilizaron, y midieron los embriones/ larvas presentes en cada cápsula. Se observaron los siguientes estadios de desarrollo: huevo, estadios de 2 a 16 células, mórula, gástrula, larva trocófora, larva velíger en sus etapas temprana y en enrollamiento, veliconcha, juvenil pre-eclosión y juvenil eclosionado.

Las ovicápsulas de *Z. dufresnei* están expuestas a una alta presión de depredación en ambiente natural. En laboratorio se identificaron tres depredadores de las ovicápsulas, con tasas de depredación desde 20 (caracol *Tegula patagonica* y cangrejo *Neohelice granulata*) a 90% (quitón *Chaetopleura isabellei*). No obstante en ambiente natural, la principal causa de depredación está dada por el quitón (79,2%).

La pesquería artesanal se desarrolla en la zona intermareal y se trata de una extracción asociada íntimamente a la pesquería artesanal del pulpito patagónico (*Octopus*

tehuelchus). Un pescador experimentado puede extraer hasta 500 ejemplares de *Z. dufresnei* en una salida de pesca.

No existen estadísticas pesqueras oficiales de *Z. dufresnei* en el Golfo San Matías, y sólo puede contarse con alguna información consultando directamente con los pescadores. Debido a que esta especie se explota localmente durante la época estival sin ningún tipo control, se recomienda se elabore una estrategia de manejo que garantice la sustentabilidad del recurso, considerando las características biológicas y poblacionales que fueron abordadas en esta tesis y son propias de esta población particular. Algunas medidas de manejo podrían ser: limitar el acceso de permisionarios a determinadas áreas dentro de la bahía que permita realizar el seguimiento de la pesquería y llevar un historial de las capturas entre otros.

ABSTRACT

The volutid *Zidona dufresnei* Donovan, 1823, is an endemic snail from the southwestern Atlantic Ocean, which occurs from Rio de Janeiro (Brazil, 22 ° S) to San Matías Gulf (Argentina, 42°S). Particularly, in San Antonio Bay, in its southern distributional limit, the species is found in channels, on bottoms mainly composed of sandy substrates, with boulders and sponges exposed at low tide. It is a dioecious species with internal fertilization. Females attach egg capsules to hard substrates. In San Antonio Bay, the species supports a family type artisanal fishery during summer, since more than 30 years.

The main objective of this study was to generate basic information about the population structure, reproductive cycle and intracapsular development of *Z. dufresnei* in San Antonio Bay (Río Negro Province). Throughout the development of this thesis, the following questions were answered: a) How is the growth pattern of *z. dufresnei* in San Antonio bay? b) How is their reproductive cycle in this bay? c) How many capsules are deposited by a female per reproductive event? d) How long is the intracapsular development e) What are the main anatomical ontogenetic changes during such period? and f) What are the species which prey on *Z. dufresnei* egg capsules in San Antonio Bay?.

A monthly sampling program was carried out from September 2006 to March 2010. In order to address the population characteristics morphogravimetric variables were measured and sex determined; samples for histological studies were fixed and stored. In order to analyze the intracapsular development in natural conditions and to identify potential predators of capsules, experiments were carried out in the field. Finally, the fishery of *Z. dufresnei* in San Antonio Bay is described through the analyses of catch data and the activity performance of all skilled fisherman.

The size range varied from 66.6 to 128.6 mm for females and 65.5 to 124.2 mm for males. The density varied between 0 – 0,067 individuals per m² depending on the sampling date. The sex ratio did not differ from 1:1.

The age was determined by counting the shell growth bands on the shell from cuttings around the columella, and using age-length data to describe the growth pattern fitting the models of von Bertalanffy and Gompertz. Individuals in the studied population reached up to 13 years old.

The reproductive cycle indicated that the reproductive period extends from late winter to early autumn. Also at the same period were oviposition peaks.

This is the first study about the intracapsular development of *Z. dufresnei* in natural conditions. Juveniles of *Z. dufresnei* hatched after 35 days with an average size of 8.7 mm length. In this study it was possible to observe and measure the embryos / larvae present within capsules. The following stages were observed: egg (from 2 to 16 cells), morula, gastrula, trochophore larva, veliger larva in their early and coiled stages, veliconch, pre-hatching juvenile and hatched juvenile.

The egg capsules of *Z. dufresnei* are exposed to high predation pressure on the natural environment. We identified three egg capsule predators, with rates ranging from 20 (the gastropod *Tegula patagonica* and the crab *Neohelice granulata*) to 90% (the chiton *Chaetopleura isabellei*). In the natural environment, the main cause of predation is given by the chiton (79,2%).

The artisanal fishery developed in the intertidal zone is highly associated with the artisanal fishery of the Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus*. A skilled fisherman can catch up to 500 snails during a fishing trip. There are not fishery statistics for *Z. dufresnei* in San Matías Gulf, and only some information may be obtained by consulting directly with fishermen. Based on the results obtained in this work and taking into account that this species is locally harvested during summer months since 30 years ago with no management policies, it is highly recommended to develop a management strategy to ensure the sustainability of this resource. For this purpose several management tools, such as the establishment of a minimum size limit, season closures, and the limitation of fishing effort, may be important for conservation of the species

1. INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1. GENERALIDADES DE CAENOGASTROPODA

Los caenogasterópodos comprenden alrededor del 60% de las especies vivientes de gasterópodos e incluyen un número importante de familias marinas con interés ecológico y comercial. Comprenden alrededor de 136 familias vivientes y 65 extintas y miles de géneros agrupados en 41 superfamilias (Bouchet y Rocroi, 2005). Han sufrido una extraordinaria radiación adaptativa, resultando en una gran diversidad morfológica, ecológica y fisiológica. Por ejemplo, con respecto a la forma de la concha, se encuentran desde formas planas, globosas, y hasta pueden estar totalmente reducidas (Colgan *et al.*, 2007.). Antiguamente los caenogasterópodos se encontraban dentro de la subclase Prosobranchia Milne Edwards, 1848; hoy comprenden a la mayoría de los Mesogastropoda y a todos los Neogastropoda (Ponder *et al.*, 2007).

Los caenogasterópodos muestran sus primeros registros en el Paleozoico medio y tardío, y tuvieron una radiación adaptativa durante el Jurásico, Cretácico y Paleógeno. Este grupo se ha diversificado en una gran variedad de hábitat invadiendo los ecosistemas terrestres y dulceacuícolas exitosamente en varias oportunidades (Ponder *et al.*, 2007.).

Los caenogasterópodos se definen por varios caracteres, tales como la concha típicamente espiralada, el pie simple y portando, en su mayoría, un opérculo. Los órganos de la cavidad del manto están reducidos, constan generalmente de un ctenidio monopectinado, un osfradio y una glándula hipobranquial simple, encontrándose todas estas estructuras del lado izquierdo. El corazón contiene una aurícula y el recto nunca pasa sobre el ventrículo. Sólo se mantiene el riñón izquierdo y el derecho es incorporado al oviducto. Además, presentan un par simple de cartílagos y la rádula es de tipo plesiomórficamente tenioglosa (Ponder *et al.*, 2007).

Los principales grupos reconocidos entre los caenogasterópodos son: Architaenioglossa, Sorbeoconcha e Hypsogastropoda, dentro de esta última se encuentra un subgrupo denominado Neogastropoda (= Stenoglossa) cuyos miembros son mayormente marinos y carnívoros. Contiene familias bien conocidas, diversas y ecológicamente importantes como lo son Muricidae, Volutidae, Mitridae y Buccinidae (Ponder *et al.*, 2007.).

1.2. LA FAMILIA VOLUTIDAE

La familia Volutidae comprende 43 géneros y más de 200 especies actuales. Habitan océanos y mares de todo el mundo, particularmente en el hemisferio sur, desde aguas someras hasta profundidades abisales, aunque la mayoría vive enterrada en áreas sublitorales (Darragh y Ponder, 1998). Su pie desarrollado les permite enterrarse en el sustrato, donde habitan la mayor parte del tiempo, emergiendo en busca de alimento o en el momento de reproducirse (Poppe y Gotto 1992).

En aguas argentinas esta familia incluye cinco géneros: *Adelomelon* Dall, 1906; *Minicymbiola* Klappenbach, 1979; *Odontocymbiola* Clench y Turner, 1964; *Provocator* Watson, 1882 y *Zidona* H. y A. Adams, 1853. El número de especies en el Atlántico Sur alcanza aproximadamente 12 (Bigatti *et al.*, 2010), y entre ellas, algunas presentan importancia económica, tal el caso de *Zidona dufresnei* Donovan, 1823; *Odontocymbiola magellanica* Gmelin, 1791; *Adelomelon beckii* Broderip, 1836 y *Adelomelon brasiliensis* Lamarck, 1811 (Giménez *et al.*, 2005; Lasta *et al.*, 1998; Riestra y Fabiano, 2000).

Entre los aspectos estudiados de los volútidos sudamericanos pueden mencionarse la morfología y coloración de la concha, el tamaño individual, el crecimiento, la reproducción y el patrón alimentario (Ayçaguer, 2002; Giménez y Penchaszadeh, 2003; Cledón, 2004; Giménez *et al.*, 2004; 2005; Bigatti, 2005; Bigatti *et al.*, 2010). La concha es dextrógira, oval a fusiforme, coloreada y con elaborados patrones. El manto, el sifón, la probóscide y el pie también son coloreados, algunas veces complementando el patrón de coloración de la concha (Ayçaguer, 2002; Giménez y Penchaszadeh, 2003; Cledon, 2004; Giménez *et al.*, 2004, 2005). La longitud total de la concha en este grupo de caracoles varía entre 9 y 500 mm. En su gran mayoría, estos caracoles son carnívoros y se alimentan de moluscos y otros pequeños invertebrados marinos, a los que manipulan con el pie (Morton, 1986).

Los volútidos son dioicos, la fertilización es interna y las hembras llevan los huevos fertilizados en cápsulas protectoras (ovicápsulas) (Ram *et al.*, 1998) que generalmente son fijadas a un sustrato duro (Penchaszadeh *et al.*, 1999). Numerosos autores han descrito la morfología y composición de las oviápsulas de algunas de las especies de volútidos presentes en el Mar Argentino (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Penchaszadeh, 1988; Penchaszadeh *et al.*, 1999; Luzzatto, 2006; Pereyra *et al.*, 2009; Bigatti *et al.*, 2011). Según estos autores, las oviápsulas son grandes y se depositan pocos huevos en su interior, el desarrollo intracapsular se produce en un periodo de

Capítulo 1

hasta tres meses y los juveniles eclosionan en estado reptante. El alimento extravitelino está constituido por albúmina dispersa en el líquido intracapsular y no presentan huevos nutricios (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Penchaszadeh *et al.*, 1999).

En años recientes, las capturas de caracoles comerciales en el mundo han crecido considerablemente. En Argentina, en particular, algunas especies que eran capturadas de manera familiar sólo para consumo directo, se han convertido en un recurso básico de los mercados regionales; un ejemplo es el caracol *Buccinanops globulosus* Kiener, 1846, que forma parte de la variada canasta de mariscos ofrecida en el mercado oriental de Buenos Aires (Narvarte, 2006). El incremento en la explotación de los caracoles es alarmante si se considera que está ocurriendo en ausencia de información biológica esencial. Estudios de base sobre la historia de vida de las distintas especies explotadas, tales como edad y crecimiento, reproducción, alimentación y distribución, pueden ayudar a asegurar un manejo sustentable de estos recursos. En general, el conocimiento del desarrollo embrionario/larvario, así como el ciclo reproductivo, madurez sexual, etc., tiene un particular interés biológico en aquellas especies que se emplean con fines económicos, debido a la necesidad de contar con parámetros que permitan su explotación racional.

1.3. LA ESPECIE EN ESTUDIO

El caracol fino, *Z. dufresnei* se distribuye desde los 22° S en Río de Janeiro (Brasil) hasta los 42° S en el golfo San Matías (Argentina) (Kaiser, 1977) (**Fig. 1.1**)(**Fig. 1.2**), sobre fondos arenosos o areno limosos, entre 10 y 110 m de profundidad (Riestra y Fabiano *et al.*, 2000; Carranza *et al.*, 2008). En el Golfo San Matías se hallan dos poblaciones de esta especie, una que se encuentra en profundidad (hasta los 120m; Medina, 2013) y otra en el sector intermareal dentro de la Bahía San Antonio (BSA; Pereyra *et al.* 2009; Medina, 2013). La población intermareal de la BSA es especial debido a que habita aguas someras, en sustratos arenosos con presencia de cantos rodados y esponjas, sobre el canal principal de acceso y en canales interiores cercanos al Puerto de San Antonio Este. En este sitio, desde hace más de 30 años la especie soporta una pesquería artesanal de tipo familiar durante la temporada estival (Narvarte *et al.*, 2007).

Capítulo 1

Los estudios realizados en esta especie para la zona de Mar del Plata indican que los individuos de *Z. dufresnei* alcanzan una talla máxima de 21 cm y que los más longevos podrían superar los 17 años de vida. En esa zona a madurez sexual se alcanza a la talla de 12,8 cm en las hembras y 12 cm en los machos (Giménez y Penchaszadeh, 2003; Giménez *et al.*, 2004). En el Golfo San Matías, los individuos alcanzan una talla máxima de 22 cm en las hembras y de 23 cm en los machos (Medina *et al.*, 2009). Dentro de la BSA, Pereyra *et al.* (2009) observaron que las hembras alcanzan una talla máxima de 12 cm y los machos de 11 cm, asimismo hallaron diferencias significativas entre sexos en el ancho y peso de la concha siendo estas medidas de mayor magnitud en las hembras.

Z. dufresnei es una especie dioica; los machos presentan un pene y las hembras una vagina seguida de una *bursa copulatrix*. La fecundación es interna y luego de la misma las hembras producen ovicápsulas que portan en su interior a los huevos fecundados rodeados de sustancias alimenticias extravitelinas. El desarrollo es directo eclosionando un juvenil similar al adulto. La ausencia de larvas pelágicas, supone una dispersión limitada (Giménez, 2003).

La anatomía y biología reproductiva de esta especie fueron descritas, para las poblaciones localizadas en La Paloma (Uruguay) (Ayçaguer, 2002) y Mar del Plata (Argentina) (Giménez y Penchaszadeh, 2002; 2003; Torroglosa y Giménez, 2010). Con excepción de las investigaciones realizadas por Penchaszadeh y de Mahieu (1976) en base a material de colección del Museo Argentino de Ciencias naturales "Bernardino Rivadavia", quienes describieron las características morfométricas de las ovicápsulas, y Pereyra *et al.* (2009), quien describió estadios de maduración de las ovicápsulas a través de distintos estadios, el desarrollo intracapsular ha sido escasamente estudiado. A la fecha se desconoce la duración del desarrollo intracapsular en condiciones naturales como así también la duración de los distintos estadios intracapsulares. Asimismo para la población de la BSA se estudiaron aspectos de la biología poblacional en un único sitio y en una estación cálida (Pereyra *et al.*, 2009) y se desconocen las variaciones espaciales y estacionales. El crecimiento, el ciclo gonadal, la supervivencia de las ovicápsulas en ambiente natural y las características de la pesquería no fueron atributos investigados previamente.

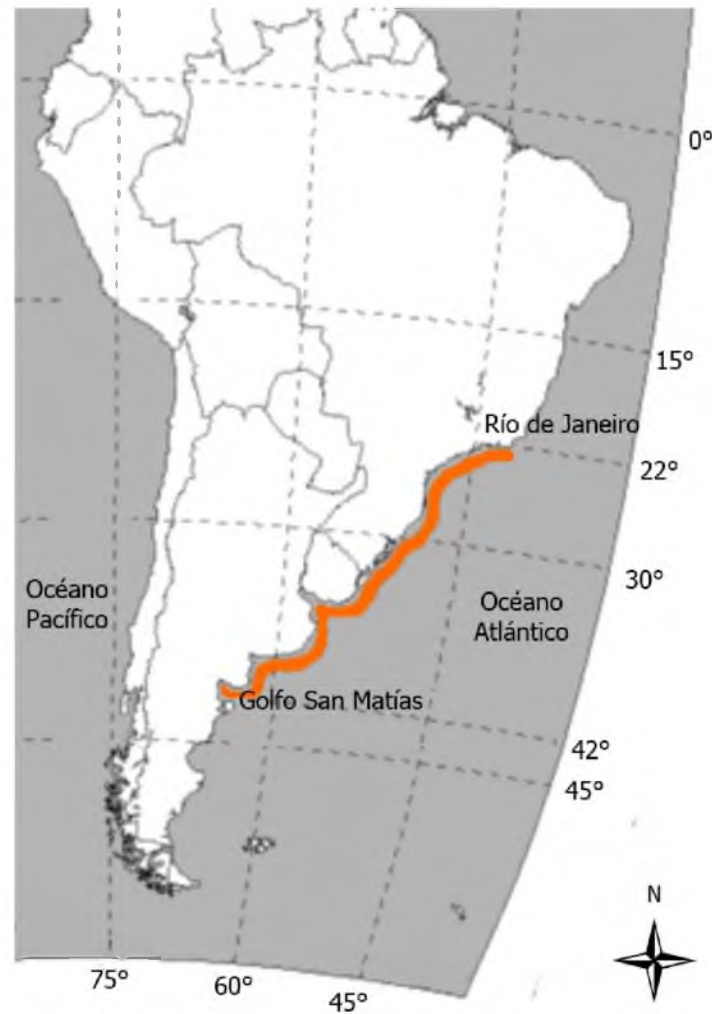


Figura 1.1. Distribución geográfica de *Z. dufresnei*.

1.3.1. Ubicación taxonómica

Siguiendo la clasificación de Ponder (2007) la ubicación taxonómica de la especie en estudio sería la siguiente:

Phylum: Mollusca

Clase: Gastropoda Cuvier, 1797

Clado: Caenogastropoda Cox, 1960

Clado: Sorbeoconcha Ponder y Lindberg, 1997

Clado: Hypsogastropoda Ponder y Lindberg, 1997

Clado: Neogastropoda Thiele, 1929

Capítulo 1

Superfamilia: Muricoidea Rafinesque, 1815

Familia: Volutidae Rafinesque, 1815

Subfamilia: Zidoninae Adams y Adams, 1853

Género: *Zidona* H. y A. Adams 1853

Zidona dufresnei (Donovan, 1823)

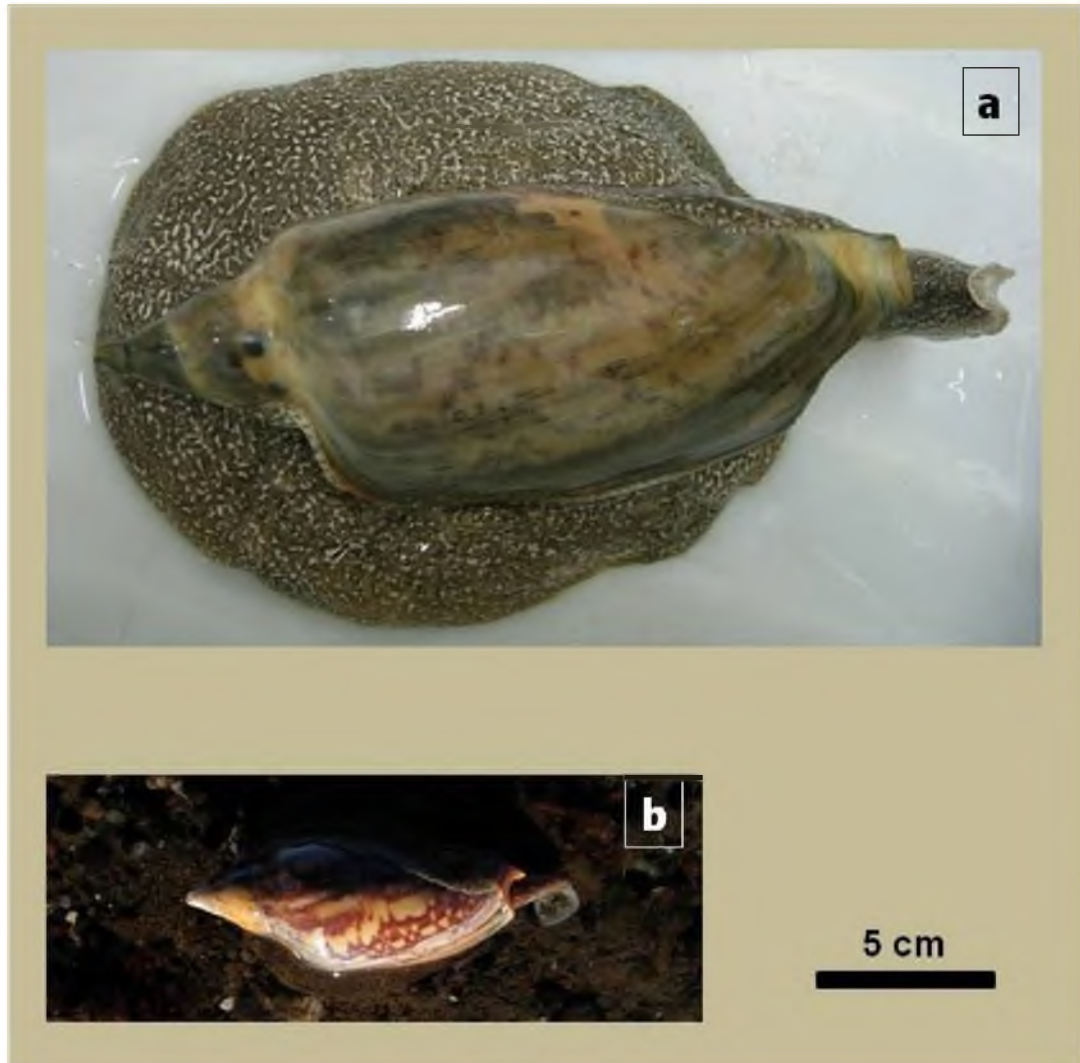


Figura 1.2. *Z. dufresnei*. a. individuo de profundidad colectado en el Golfo San Matías.
b. individuo del intermareal de la Bahía San Antonio.

1.4. MARCO TEÓRICO

El conocimiento de la estructura poblacional, la reproducción y el reclutamiento de una especie es indispensable para manejar y conservar los efectivos pesqueros (Bigatti y Ciocco, 2008). Como se mencionó previamente *Z. dufresnei* presenta desarrollo directo y baja capacidad de dispersión (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Giménez, 2003), lo cual podría originar diferentes enclaves poblacionales adaptados localmente. En particular, aspectos tales como el crecimiento y el patrón reproductivo de la población de la Bahía San Antonio, podrían diferir respecto de los estudiados para otras localidades donde se distribuye la especie. A partir de este estudio se ha logrado responder a los siguientes interrogantes sobre la población de la Bahía San Antonio: a) como es el patrón de crecimiento de la población de la Bahía San Antonio? alcanza esta población la edad conocida para esta especie? b) cómo es su ciclo reproductivo en esta bahía?, c) ¿cuántas ovicápsulas deposita una hembra por evento reproductivo? d) ¿cuánto tiempo demanda el desarrollo embrionario/larvario? y e) ¿cuáles son los cambios anatómicos que tienen lugar durante el mismo? f) qué especies depredan sobre las ovicápsulas de esta especie?. Si bien, como se mencionada previamente, Pereyra *et al.* (2009) realizaron un estudio con algunos aspectos similares a los presentados en esta tesis, estos autores enfocaron su estudio únicamente en un período reproductivo y en un sitio de la Bahía San Antonio. En esta tesis se realizó el estudio durante tres años consecutivos y en tres sitios diferentes de la bahía, lo que permitió avanzar en el conocimiento de aspectos estacionales y espaciales de la biología de la especie.

En este estudio se estableció la hipótesis de la existencia de variaciones intraespecíficas en la historia de vida de *Z. dufresnei*. En particular, en la Bahía San Antonio, esta especie:

H1) muestra una estructura de tallas diferente a las poblaciones de las costas de Buenos Aires estudiadas hasta el momento (Giménez y Penchaszadeh, 2003; Giménez *et al.*, 2004);

H2) despliega un ciclo de puestas acotado a la temporada estival;

Capítulo 1

H3) alcanza la primera madurez a una talla comparativamente menor que las poblaciones de provincia de Buenos Aires;

H4) el tamaño de las ovicápsulas es menor que las estudiadas por Penchaszadeh y de Mahieu (1976) en las costas de la provincia de Buenos Aires. El menor tamaño de las cápsulas, a su vez, condiciona el número promedio de embriones/larvas por ovicápsula y la talla de los juveniles al nacer.

1.5. OBJETIVOS

El objetivo principal del presente estudio fue generar información básica acerca de la estructura poblacional, el crecimiento individual, el ciclo reproductivo, el desarrollo intracapsular y la pesquería de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio (Río Negro).

Se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Caracterizar la población desde el punto de vista de la distribución de tallas, crecimiento y proporción de sexos y su variación estacional.
- Analizar el ciclo reproductivo a partir del estudio histológico de la gónada.
- Describir los principales eventos del desarrollo intracapsular en ambiente natural y en condiciones de laboratorio.
- Identificar los posibles depredadores de las ovicápsulas.
- Caracterizar la pesquería artesanal de *Z. dufresnei* de la BSA, a partir de la estructura de tallas y la proporción de sexos de las capturas así como del análisis temporal de los rendimientos pesqueros.

2. METODOLOGÍA GENERAL



2.1. ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL DE MUESTREO

2.1.1. El Golfo San Matías

El Golfo San Matías (GSM) es el primero y el más extenso de los tres golfos que conforman la región norpatagónica argentina, caracterizada por una serie de inflexiones sucesivas de la línea de costa entre 40°45' y 42°14' S (**Fig. 2.1**), que limitan "ollas" de mayor profundidad que la plataforma adyacente (Escofet *et al.*, 1978). El golfo está delimitado al norte por Punta Bermeja en la provincia de Río Negro y al sur por Punta Norte en la provincia de Chubut. Como característica particular, desde un punto de vista oceanográfico, el GSM presenta patrones estacionales muy marcados, los cuales durante los meses cálidos se manifiestan en la formación de un frente termohalino el cual divide al golfo en dos masas de agua con características bien diferenciadas (Piola y Scasso, 1988). El sector norte con aguas más cálidas y de mayor salinidad, y el sector sur de aguas más frías y menos salinas fuertemente influidas por aguas de la plataforma (Piola y Scasso, 1988; Gagliardini y Rivas, 2004). Esta zona del frente termohalino se reconoce por su alta productividad biológica (Williams *et al.*, 2010).

Además, el GSM presenta la particularidad de ser el límite entre las regiones biogeográficas Argentina y Magallánica, lo que determina la presencia de especies pertenecientes a ambas zonas y, por otra parte, patrones particulares y diferentes respecto de los de cada región biogeografía (Martínez y Del Río, 2002).

La morfología de la zona costera del sector norte del GSM se caracteriza por la presencia de acantilados bien desarrollados y playas de arena o canto rodado de escasa pendiente (Escofet *et al.*, 1977). En el sector noroeste se encuentra la Bahía San Antonio caracterizada por ser una depresión o bajo donde el mar se interna en el continente y forma extensas marismas.

2.1.2. La Bahía San Antonio

La Bahía San Antonio (BSA) se encuentra en el extremo noroeste del Golfo San Matías. Este entorno espacial constituye un ambiente marino costero de características únicas

en lo que respecta a su fisiografía y régimen hidrológico, y un ecosistema de biodiversidad relevante, fuertemente influenciado por diferentes actividades antrópicas desde hace casi un siglo. Entre estas actividades se identifican el desarrollo de enclaves urbanos (la ciudad de San Antonio Oeste es el de mayor envergadura) con sus impactos característicos: contaminación, alteración de hábitats, pesca artesanal, desarrollo industrial, operatoria portuaria (a escala local y de ultramar), y usos recreativos y turísticos.

La BSA posee una superficie de 37,60 mn²* y está conectada con el Golfo San Matías por una boca de 2,8 mn de ancho que se extiende entre Punta Delgado y Punta Villarino. Esta boca está flanqueada por dos grandes bancos de arena (Reparo y Lobos) que tienen una importante influencia en la circulación interna y externa del agua (González *et al.*, 2003). La bahía presenta un régimen de circulación con un patrón particular, caracterizado por una baja tasa de renovación del agua. Además, la escasez de lluvias, la ausencia de aportes de agua dulce y la elevada tasa de evaporación determinan mayores salinidades que en zonas aledañas (34-39 ppt) (Piola y Scasso, 1988). La temperatura varía entre 6°C (en julio) y 30°C (en enero-febrero). El fondo somero de la bahía es de tipo arenoso, mezclado con guijarros y canto rodado (Pereyra *et al.*, 2009), mientras que la zona intermareal se caracteriza por la presencia de planicies de marea fango-arenosas en su parte baja y marismas dominadas por *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis* en la parte más alta (Daleo *et al.*, 2005; Isacch *et al.*, 2006). Una franja con rodados móviles, con una extensión vertical variable entre 30 y 80 m, se localiza principalmente a lo largo de los canales de marea. Los rodados móviles presentan composición diversa, desde rocas graníticas, a cuarzo o basalto (Escofet *et al.*, 1977).

La BSA está caracterizada por un régimen de mareas semidiurno con variaciones de amplitud de hasta 9 m. En la parte más interna de la bahía las corrientes de marea son débiles ($<0,5 \text{ m s}^{-1}$) pero en la zona cercana a la boca hay una fuerte turbulencia y rápidas corrientes (hasta 2 m s^{-1} , Aliotta *et al.*, 2000).

* Millas náuticas

Además, la BSA constituye un área natural protegida de la provincia de Río Negro, una unidad de conservación destinada a la protección legal y manejo especial para lograr uno o varios objetivos de conservación. El Área Natural Protegida Bahía San Antonio fue creada en julio de 1993 (Ley Provincial 2670). El motivo principal de creación de esta unidad de conservación fue "... proteger y conservar los ambientes de los que dependen las localidades reproductivas, de descanso y alimentación de diversas aves, tanto residentes como migratorias, y brindar status de protección a todas las especies faunísticas que descansen, se alimenten o reproduzcan en el área".

El presente trabajo de tesis doctoral fue realizado en tres sectores de la BSA comprendiendo extensiones de intermareal y submareal somero de la bahía. Para la recolección de las muestras se seleccionaron: 1) el sector del canal principal denominado El Arbolito de Salas ($40^{\circ} 43.6' S / 64^{\circ} 55.1' W$) frente a la ciudad de San Antonio Oeste, 2) el sector denominado Baliza Cangrejal ($40^{\circ} 27. 5' S / 64^{\circ} 31.5' W$) (entre el puerto de San Antonio Este y Punta Delgado), y 3) el canal interior alejado de la ciudad y el puerto, sector denominado La Cuadra ($40^{\circ} 46.8' S / 64^{\circ} 47.2' W$) (**Fig. 2.1**). Los estudios de depredación de las ovicápsulas en particular, se desarrollaron en El Arbolito de Salas y en el sector denominado Punta Verde ($40^{\circ} 43,70' S / 64^{\circ} 54,60' O$).

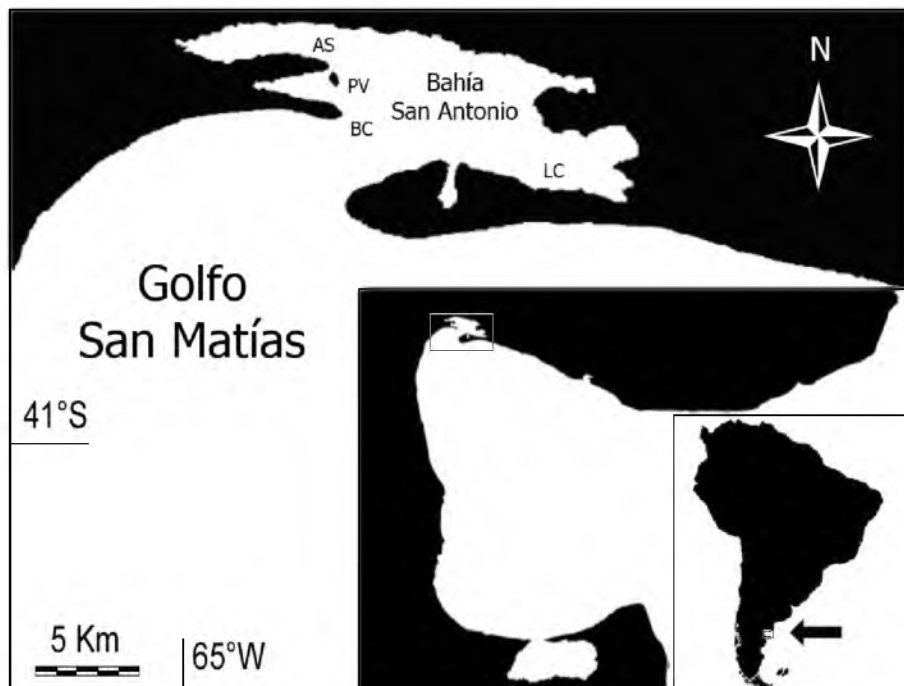


Figura 2.1. Golfo San Matías y Bahía San Antonio. Sitios de muestreo: AS: El Arbolito de Salas, BC: Baliza Cangrejal, LC: La Cuadra, PV: Punta Verde.

2.2. RECOLECCIÓN DE LAS MUESTRAS

Para la obtención de las muestras se llevaron a cabo campañas mensuales (cuando las condiciones climáticas así lo permitieron) en la zonas intermareal y submareal somera de los tres sitios de estudio: Baliza Cangrejal (BC), El Arbolito de Salas (AS) y La Cuadra (LC) (de ahora en adelante se utilizarán estos nombres vernáculos o sus respectivas abreviaturas) (**Fig. 2.2**). Los muestreos se realizaron entre septiembre de 2006 y marzo de 2010 para el primer sitio, y entre noviembre de 2008 y marzo de 2010 para los dos restantes.

En BC los individuos fueron recolectados por un pescador artesanal utilizando un gancho de hierro (usado en la zona por los recolectores del pulpito patagónico *Octopus tehuelchus* d'Orbigny, 1834) (Narvarte, 2006). Durante el muestreo, se siguió el recorrido del pescador registrando para cada individuo y ovicápsula hallada sobre los

Capítulo 2

sustratos su localización geográfica mediante un posicionador satelital (GPS) de precisión submétrica (Trimble®).

A partir de los datos obtenidos del GPS entre septiembre 2006 y agosto 2007 se estimó la densidad de caracoles mediante transectas (**Capítulo 3**). Además, para realizar una mejor estimación y comparación estacional, se utilizaron datos de muestreos previos realizados por P. Pereyra y M. Narvarte entre octubre 2005 y abril 2006 en el mismo sitio de estudio (Pereyra *et al.*, 2009).

Con la finalidad de determinar las especies que depredan sobre las ovicápsulas de *Z. dufresnei* se realizaron experimentos en laboratorio con material recolectado en el intermareal de AS; además, se desarrollaron muestreos específicos para estimar tanto la abundancia de ovicápsulas como la de los depredadores) en AS y PV (**Capítulo 7**).

Los datos aportados por un pescador artesanal (capturas, número de pescadores, etc.) y los obtenidos en los muestreos de la presente tesis se utilizaron para describir la pesquería artesanal de *Z. dufresnei* en la BSA (**Capítulo 8**).



Figura 2.2. Imágenes de los sitios de muestreo de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio. a. El Arbolito de Salas, b. Baliza Cangrejal, c. La Cuadra.

Capítulo 2

En el AS y en LC la recolección se realizó de forma manual durante marea baja con buceo autónomo o en apnea. El tiempo de captura dependió de las condiciones climáticas y la visibilidad, y varió entre 45 minutos y 2 horas. Se recolectaron ejemplares de todas las tallas posibles. La mayoría de los ejemplares se hallaron enterrados (**Fig. 2.3**) con excepción de algunos que se encontraron en tránsito o hembras (en la época reproductiva) que se encontraban oviponiendo.

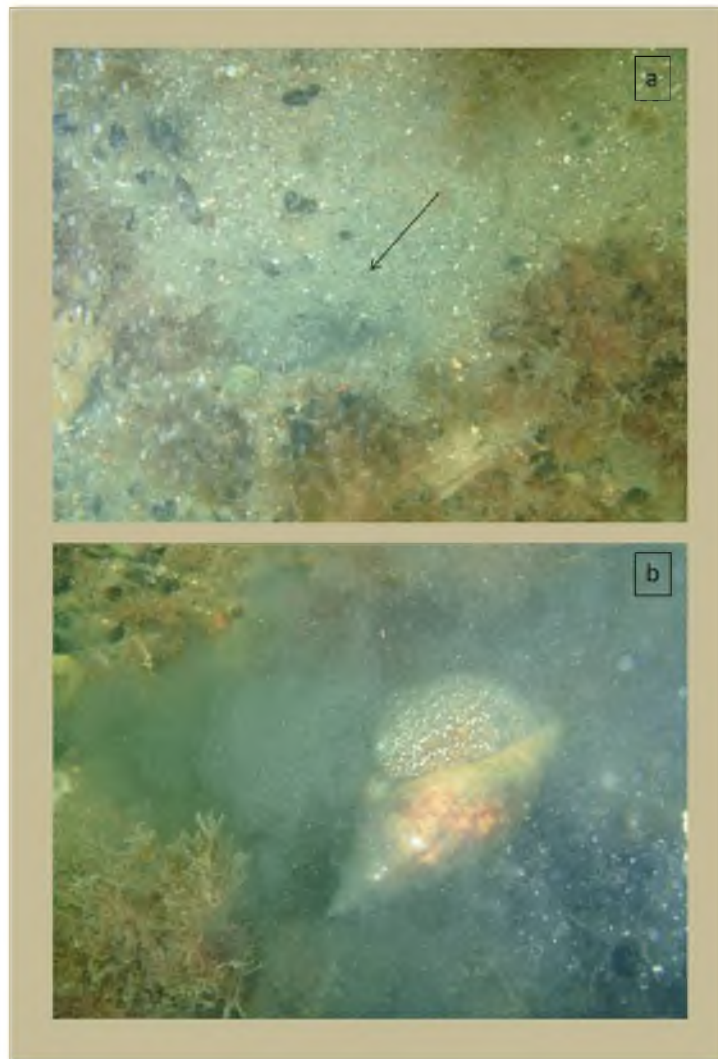


Figura 2.3. Individuos de *Zidona dufresnei*. a. Enterrado (la flecha indica donde se encuentra el caracol); b. mismo caracol desenterrado.

2.3. PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS

Las muestras recolectadas en los tres sitios fueron llevadas al laboratorio del Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni (IBMPAS) y congeladas en freezer (-18 °C) hasta su posterior procesamiento, excepto aquellas destinadas a estudios histológicos que fueron procesadas *in vivo* (**Capítulo 5**).

Para estudiar el desarrollo intracapsular, se recolectaron ovicápsulas en los distintos sitios de la bahía. Posteriormente se las procesó conforme cada estadio de desarrollo siguiendo la clasificación de Pereyra *et al.* (2009).

2.3.1. Procesamiento en laboratorio

Para cada individuo se registraron los siguientes datos:

- a) sexo
- b) peso total individual (PT) y peso del pie (PP)
- c) de la concha: longitud (LT) y ancho (AT) totales y peso (PC) (**Fig. 2.4**).

Las mediciones se realizaron con un calibre digital de 0,01 mm de precisión y el peso se registró en una balanza digital (0,01 g de precisión). Previo a la toma de datos los ejemplares fueron descongelados a temperatura ambiente. Las conchas fueron almacenadas en el IBMPAS y se utilizó una submuestra para determinar la edad de los caracoles (**Capítulo 4**).

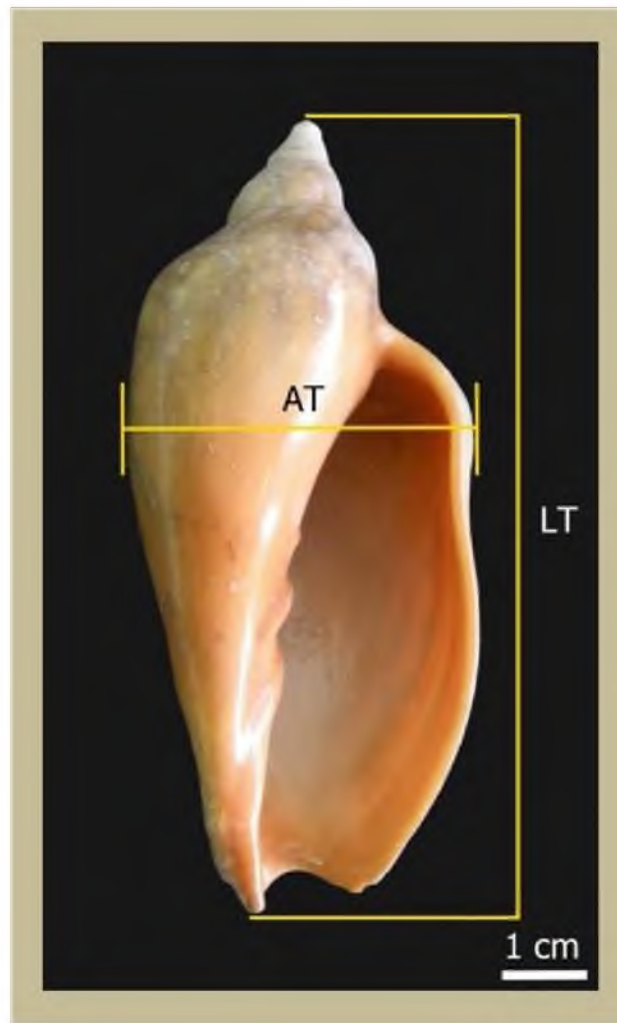


Figura 2.4. *Z. dufresnei*, mediciones realizadas para el análisis morfométrico. LT: largo total, AT: ancho total.

3. CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES DE *Zidona dufresnei*



3.1. INTRODUCCIÓN

El tamaño de una población, o la abundancia de una especie en una región determinada, es una de las propiedades más importantes estudiadas por la ecología (Begon, 2006). Con respecto a los volútidos en general, es poco lo que se conoce en relación a su distribución espacial y abundancia, e incluso la densidad ha sido un aspecto poco estudiado. Si bien *Zidona dufresnei* se extiende desde Río de Janeiro (Brasil) hasta el Golfo San Matías (Argentina), las poblaciones explotadas se encuentran en Uruguay y en Argentina. En Uruguay el puerto de desembarque es La Paloma y en la Argentina, el principal puerto de desembarque es Mar del Plata, seguido de Puerto Quequén en Necochea (Giménez *et al.*, 2005). En el caso de los desembarcos en el puerto de San Antonio Oeste, éstos corresponden a lo capturado en la Bahía San Antonio, donde la especie soporta una pesquería artesanal de tipo familiar, durante la temporada estival, desde hace más de 30 años (Narvarte *et al.*, 2007). En cuanto a las características poblacionales de *Z. dufresnei*, Giménez *et al.* (2005) han descripto la distribución de tallas y la proporción de sexos procedentes de muestras de capturas en provincia de Buenos Aires y, Pereyra *et al.* (2009) han descrito algunas características poblacionales como densidad, proporción de sexos y distribución de tallas, en un período acotado de tiempo en la Bahía San Antonio.

Con la finalidad de profundizar el conocimiento de las características poblacionales de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio, y evaluar su variación estacional, en el presente capítulo se analizan la densidad, la proporción de sexos y la distribución de tallas y pesos. Los resultados son discutidos respecto de los de estudios previos similares sobre la especie.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

La densidad de caracoles sólo se estimó en Baliza Cangrejal. Para ello, se realizaron mensualmente (septiembre 2006 - agosto 2007) entre 15 y 30 transectas de 100 m de longitud. Además, como se mencionó previamente, para realizar una comparación estacional, se utilizaron datos de muestreos previos tomados por P. Pereyra y M. Narvarte entre octubre 2005 y abril 2006 en el mismo sitio de estudio. En colaboración

Capítulo 3

con un pescador experimentado, se colectaron todos los caracoles hallados sobre la transecta y a 1,5 m a cada lado de ella, asumiendo que todos los caracoles dentro de esta área eran visualizados por el pescador. Los recorridos se efectuaron sobre un banco que queda al descubierto (sin agua) durante la bajamar. Se calculó el área abarcada por cada transecta (300 m²) y la densidad de caracoles utilizando el programa ArcGIS™ 9.3 (ESRI©). Se contó el número de individuos en cada transecta y se calculó el promedio mensual. La densidad de caracoles fue comparada entre estaciones con ANOVA y se aplicó *a posteriori* el test de Tukey considerando un nivel de significación del 0,05.

A partir del material recolectado durante los muestreos en los tres sitios dentro de la bahía (AS, BC y LC) entre septiembre de 2006 y marzo de 2010, se obtuvieron los datos de sexo, peso total, largo total y ancho total, entre otros (**Capítulo 2**).

Con la finalidad de caracterizar la estructura poblacional se realizaron gráficos de distribución de frecuencias de tallas (DFT, largo total y ancho total) y pesos (DFP). Las DFT y DFP fueron comparadas de a pares entre sexos y entre estaciones con tests de Kolmogorov-Smirnov. Cuando no se encontraron diferencias los datos fueron agrupados para obtener una distribución general de la población en la BSA.

Se evaluaron y compararon entre sexos las siguientes relaciones morfogravimétricas: largo total (LT) – ancho total (AT), largo total (LT) – peso total (PT), peso total (PT) – peso del pie (PP) y peso total (PT) – peso de la concha (PC). Las rectas de regresión fueron ajustadas por el método de mínimos cuadrados y comparadas entre sexos mediante ANCOVA. Asimismo, los datos de LT, AT, PT y PC fueron comparados entre sexos mediante tests de t. En el caso de las relaciones LT – PT, PT – PP y PT – PC, los datos fueron transformados con logaritmo en base 10.

Se analizó la proporción de sexos entre estaciones. El sexo se determinó por la presencia del pene en los machos y de la glándula pedal en las hembras. En todos los casos, la hipótesis nula de no diferencia en la proporción de sexos se puso a prueba mediante tests de chi-cuadrado (χ^2).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Densidad

Las estimaciones de densidad variaron según los meses estudiados entre 0 y 20 individuos cada 300 m² (0 - 0,067 caracoles m⁻²). Al agrupar los meses por estaciones el análisis demostró la existencia de diferencias estacionales ($F_{(7,356)} = 8,82$; $p < 0,001$) entre los meses fríos (Otoño – Invierno, abril – septiembre) y cálidos (Primavera – Verano, octubre - marzo), siendo estos últimos los que mostraron las mayores densidades. El número promedio de caracoles por transecta por estación del año se detalla en la **Figura 3.1**. En todos los meses hubo al menos una transecta donde no se hallaron individuos.

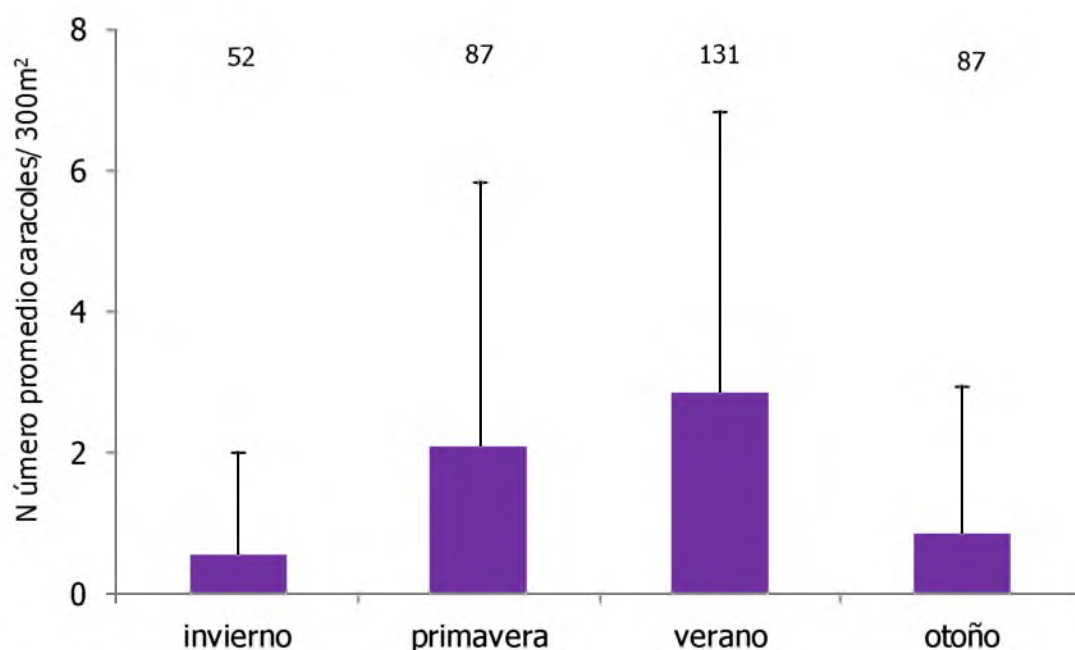


Figura 3.1. Número promedio (\pm DE) de ejemplares de *Z. dufresnei* por estación en el sector de la Bahía San Antonio conocido como Baliza Cangrejal. El número sobre cada columna indica la cantidad de transectas realizadas.

3.3.2. Distribución de frecuencias de tallas (DFT)

Dos variables de talla, el largo total (LT) y el ancho total (AT) de la concha fueron analizadas para los caracoles de ambos sexos.

Las magnitudes de LT de las hembras estuvieron comprendidas entre 66,65 y 128,62 mm, y las de los machos entre 65,57 y 124,15 mm (**Tabla 3.1**).

Las comparaciones de DFT (considerando LT) entre sexos para cada estación mostraron diferencias significativas entre machos y hembras sólo en primavera ($D_{\max} = 0,14$, $KS = 0,08$, $p < 0,005$). Si bien las hembras fueron estadísticamente más grandes ($t = 1,46$, $p < 0,005$) dicha diferencia de solo 1,93 mm no tendría significado biológico, ya que representa entre el 1,5 y 3 % del largo total de ambos sexos. Debido a esto, se continuó el análisis de las DFT entre estaciones considerando ambos sexos juntos.

Al comparar las distribuciones de frecuencias de LT entre estaciones, se observaron diferencias entre primavera y el resto de las estaciones ($D_{\max} = 0,08$, $KS = 0,05$; $p < 0,005$) (**Fig. 3.2**). Sin embargo, al comparar las medias de LT entre estaciones no se observaron diferencias significativas ($F = 1,44$, $p < 0,05$).

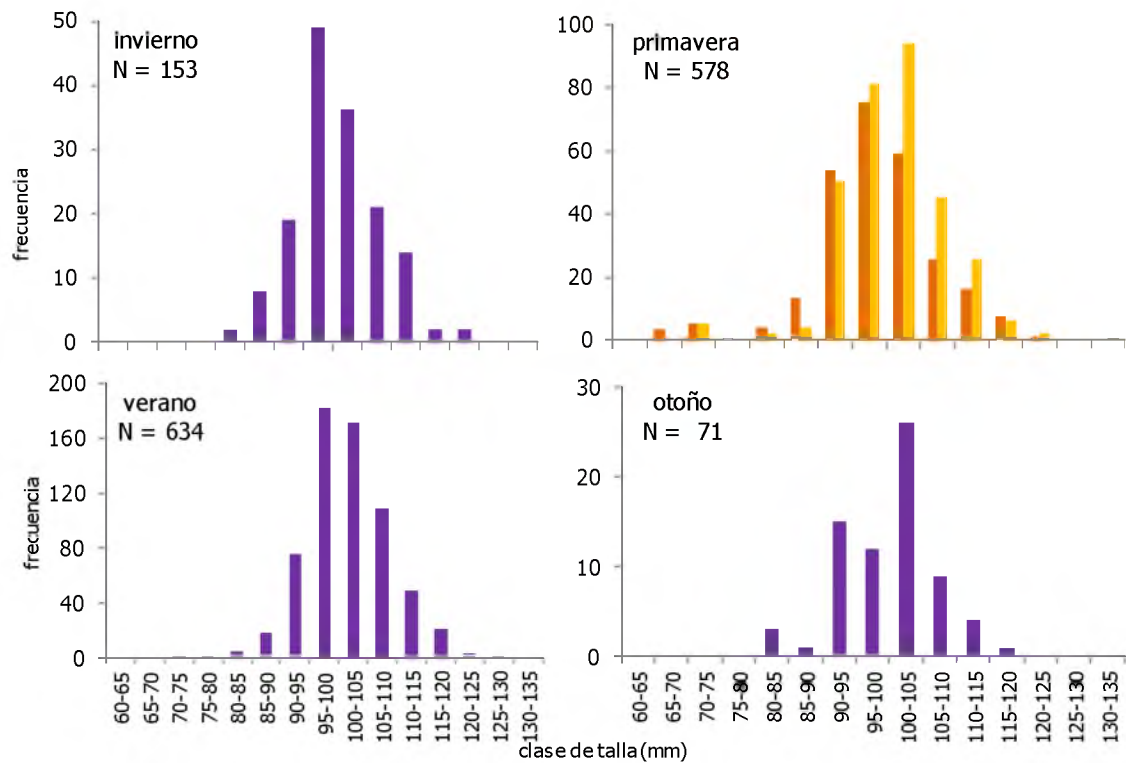


Figura 3.2. Distribución de frecuencias de tallas (LT) estacional para todos los individuos recolectados (machos y hembras). En primavera, se distinguen hembras (amarillo) y machos (naranja).

El ancho total (AT) de la concha de *Z. dufresnei* varió entre 21,11 y 54,01 mm en las hembras, y entre 17,1 y 52,26 mm en los machos (**Tabla 3.1**).

Las comparaciones de DFT (considerando AT) entre sexos para cada estación, mostraron diferencias significativas entre machos y hembras para la primavera y el verano ($D_{\max} = 0,14$, $KS = 0,08$, $p < 0,005$). Si bien las hembras fueron estadísticamente más anchas (primavera $t = 3,76$, $p = 0,05$; verano $t = 4,50$, $p < 0,05$) dicha diferencia de sólo 1,22 mm no tendría significado biológico, corresponde a un 2-6% del promedio del ancho total de ambos sexos. Al igual que en las comparaciones de largo total, se consideraron ambos sexos en conjunto y se compararon las DFT entre estaciones (**Fig. 3.3**). Nuevamente se observó que las DFT (para AT) diferían en primavera ($D_{\max} = 0,12$, $KS = 0,06$, $p < 0,005$). Al comparar las

tallas medias, no se hallaron diferencias significativas entre las distintas estaciones del año ($F = 2,35$, $p < 0,05$).

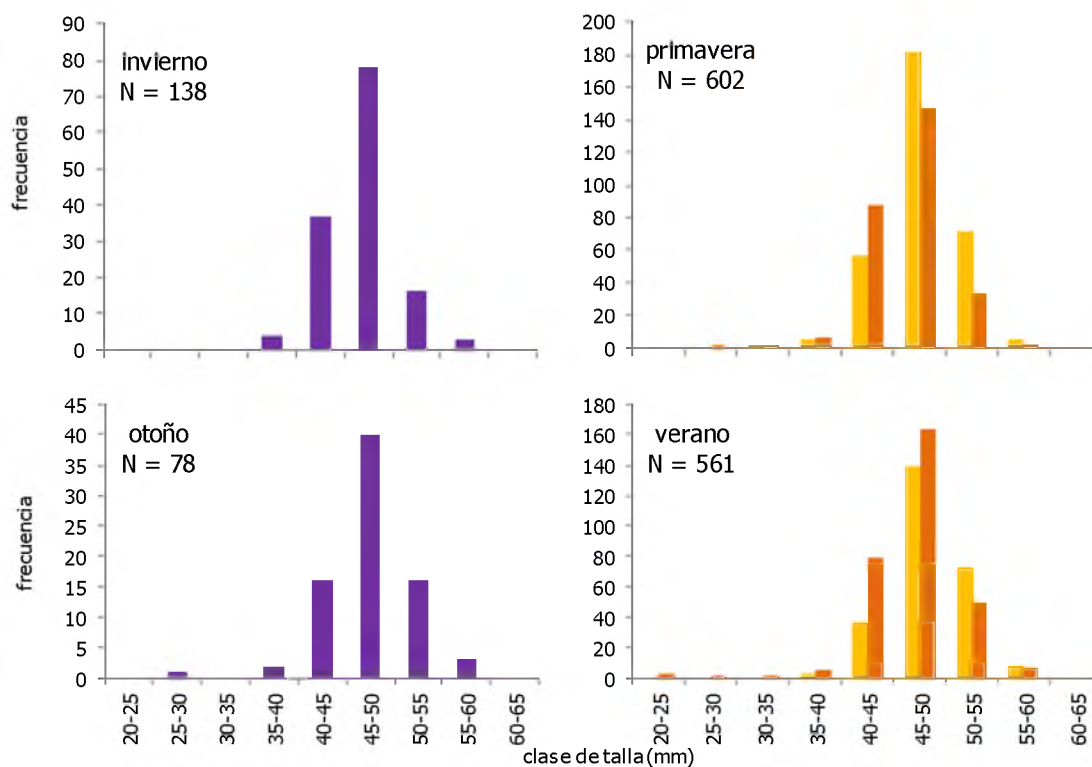


Figura 3.3. Distribución de frecuencias de tallas (AT) estacional para todos los individuos recolectados (machos y hembras). En primavera y verano se distinguen hembras (amarillo) y machos (naranja).

3.3.3. Distribución de frecuencias de pesos (DFP)

Las comparaciones de DFP entre sexos para cada estación mostraron nuevamente diferencias significativas entre machos y hembras para la primavera ($D_{\max} = 0,12$, $KS = 0,08$, $p < 0,005$). Si bien las hembras fueron estadísticamente más pesadas ($t = 2,43$, $p = 0,05$) dicha diferencia (3,39 g) no tendría significado biológico, ya que representa el 4% del peso total. Al igual que para las DFT, se compararon las DFP entre estaciones considerando machos y hembras en conjunto (**Fig. 3.4**). La comparación de

las DFP entre estaciones mostró que primavera difiere de las otras estaciones ($F=0,69$, $p<0,005$).

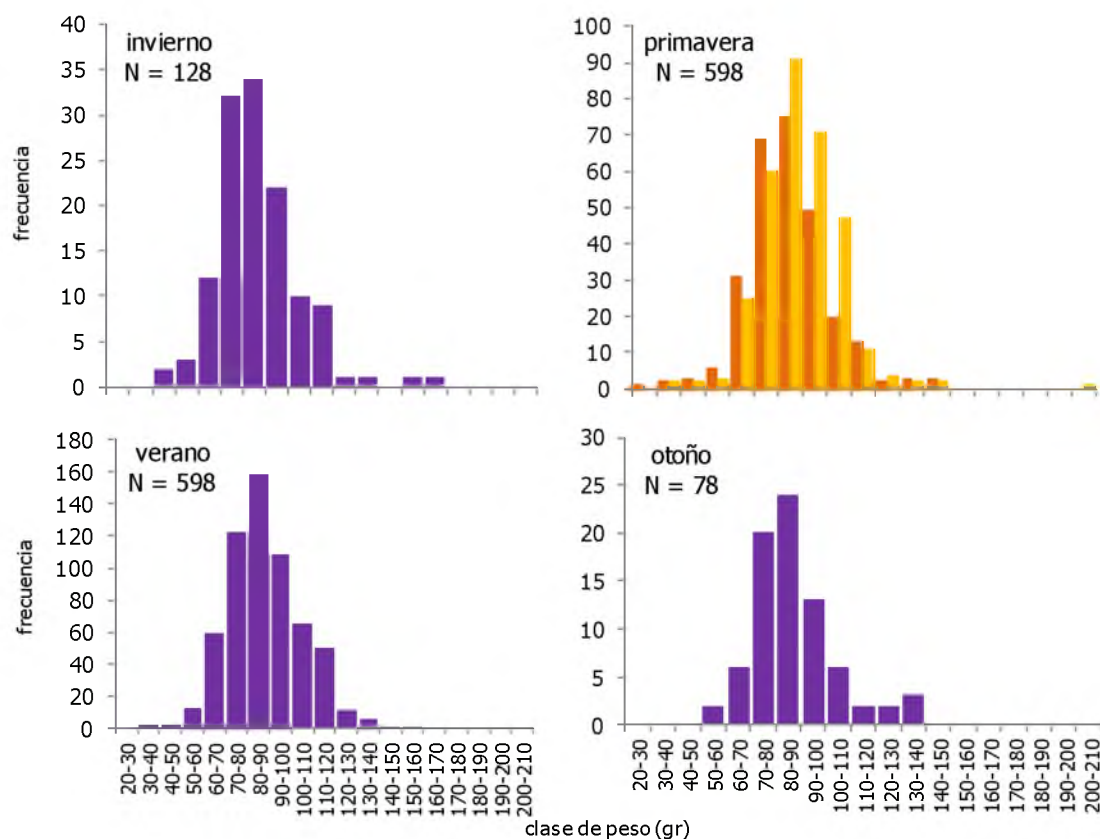


Figura 3.4. Distribución de frecuencias de pesos (PT) estacional para todos los individuos recolectados (machos y hembras). En primavera se distinguen hembras (amarillo) y machos (naranja).

3.3.4. Análisis morfogravimétricos

Los valores morfogravimétricos registrados durante todo el periodo de muestreo se resumen en la **Tabla 3.1**.

Tabla 3.1. Detalle de las características morfogravimétricas de *Z. dufresnei* correspondiente al periodo estudiado. N= número de caracoles analizados, DE: desvío estándar, Mín.: mínimo valor, Máx.: Máximo valor. PT: peso total, PC: peso de la concha, LT: largo total, AT: ancho total, LA: largo de la abertura, AA: ancho de la abertura, PP: peso del pie.

Sexo	Variable	N	Media (\pm DE)	Mín.	Máx.
Hembras	PT	739	78,70 \pm 17,27	23,58	191,14
	PC	519	48,63 \pm 12,07	12,39	97,23
	LT	738	95,90 \pm 7,50	66,65	128,62
	AT	736	42,78 \pm 3,69	21,11	54,01
	PP	247	14,35 \pm 6,15	3,96	55,05
Machos	PT	673	75,68 \pm 16,62	18,17	138,68
	PC	503	46,21 \pm 11,78	10,28	98,63
	LT	676	95,8 \pm 7,66	65,57	124,15
	AT	674	41,77 \pm 3,62	20,57	52,26
	PP	177	13,79 \pm 4,47	6,17	32,49

Se encontraron diferencias significativas en las rectas de regresión Log LT-Log AT estimadas para machos y hembras. Las rectas estimadas fueron paralelas y no coincidentes, siendo la ordenada al origen en las hembras mayor que en los machos (**Fig. 3.7**) (**Tabla 3.2**). Esto mismo fue hallado para la relación entre Log LT y Log PT (**Tabla 3.2**) (**Fig. 3.7**).

En el caso de la regresión Log PT-Log PP y Log PT-Log PC (**Fig. 3.7**) entre machos y hembras, las pendientes fueron distintas (**Tabla 3.2**) por lo tanto no se pudo continuar con el análisis. Indicando que el incremento en el PP y PC difieren por unidad de PT entre sexos.

Tabla 3.2. Resultados del ANCOVA entre sexos para las variables morfométricas largo total (LT), ancho total (AT), peso total (PT), peso de la concha (PC) y peso total (PP).

	Igualdad de pendientes	Pendiente ponderada	Nulidad de pendiente	Igualdad de medias ajustadas
Log LT- Log AT	$F_{(1,1465)} = 2,37$ $p = 0,12$	0,70	$F_{(1,1466)} = 1,2 \cdot 10^4$ $p < 0,00$	$F_{(1,1466)} = 32,24$ $p < 0,00$
Log LT- Log PT	$F_{(1, 1465)} = 2,59$ $p = 0,11$	2,03	$F_{(1,1466)} = 1727,76$ $p < 0,00$	$F_{(1,1466)} = 14,21$ $p < 0,00$
Log PT- Log PC	$F_{(1,1096)} = 49,02$ $p < 0,00$	-	-	-
Log PT- Log PP	$F_{(1,1096)} = 48,01$ $p < 0,00$	-	-	-

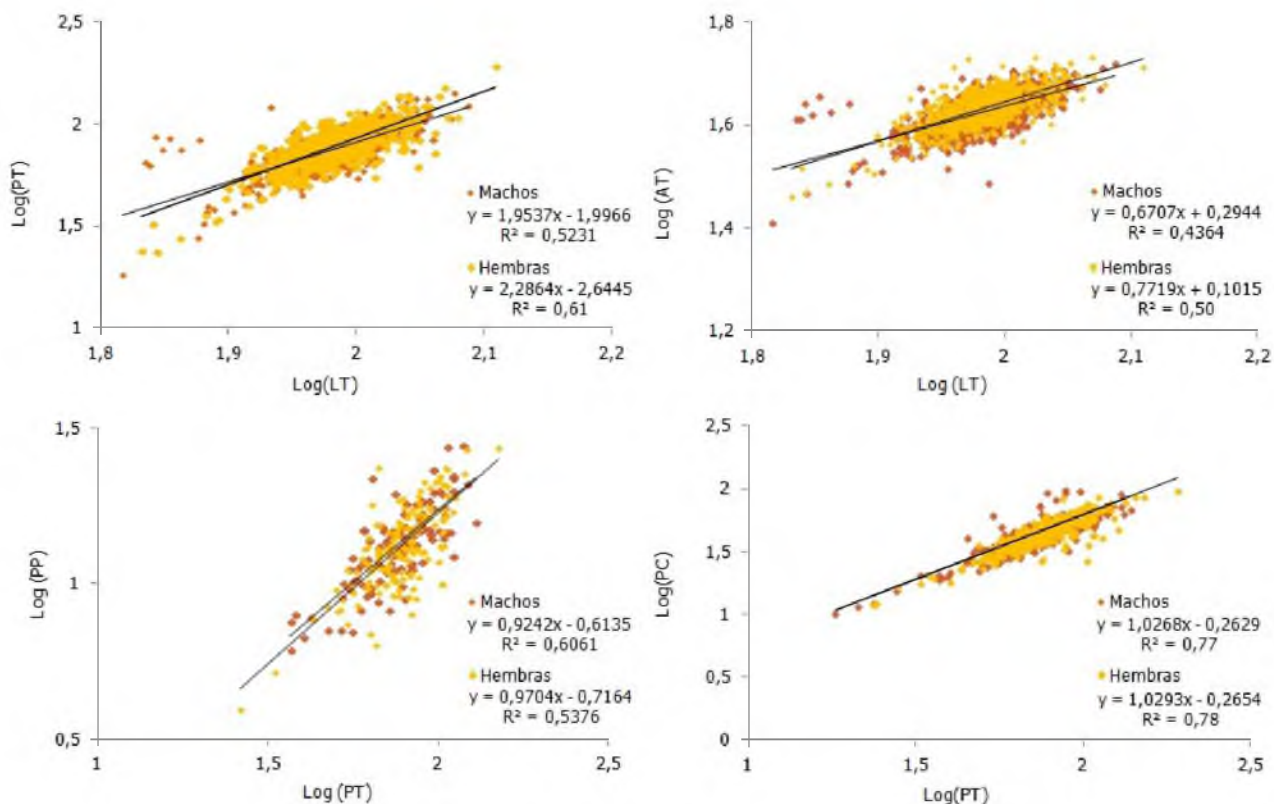


Figura 3.7. Rectas de regresión estimadas entre Log (LT)/Log (PT), Log (LT)/Log (AT), Log (PT)/Log (PP) y Log (PT)/Log (PC), en machos (naranja) y hembras (amarillo).

3.3.5. Proporción de sexos

Considerando la totalidad de los datos disponibles la proporción de sexos de la especie estudiada no difirió de 1:1 (test $\chi^2 = 1,33$, Gl = 1, p = 0,24) (**Fig. 3.8**). Al comparar los datos de manera estacional tampoco se observaron diferencias significativas (**Tabla 3.3**).

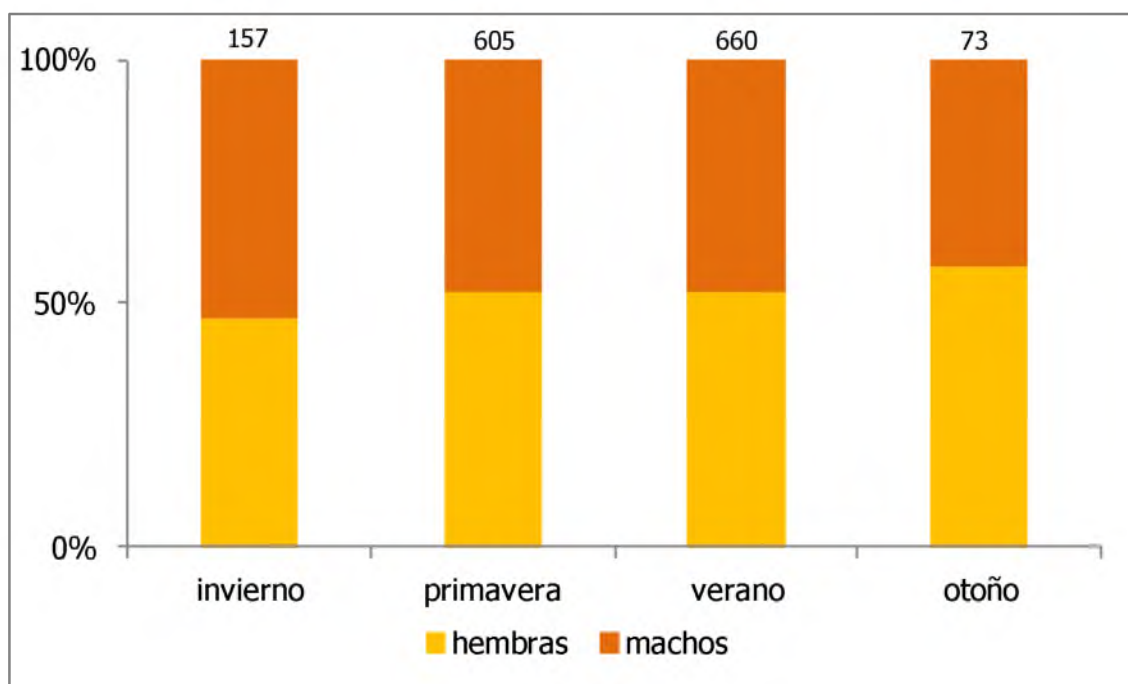


Figura 3.8. Proporción de sexos de *Z. dufresnei* por estación para todo el período estudiado. El número sobre la columna indica la cantidad de individuos analizados por estación.

Tabla 3.3. Estadísticos obtenidos en la comparación de la proporción de sexos por estación. El número de observaciones corresponde al de la **Fig. 3.8**. GL = 1.

Estación	
invierno	$\chi^2 = 0,26$ p = 0,61
primavera	$\chi^2 = 0,60$ p = 0,44
verano	$\chi^2 = 0,87$ p = 0,35
otoño	$\chi^2 = 0,83$ p = 0,36

3.4. DISCUSIÓN

En este capítulo se analizan en profundidad las características poblacionales de *Z. dufresnei* de la Bahía San Antonio. Esta población es la única, hasta ahora conocida, que habita en el intermareal y submareal somero.

Las estimaciones de densidad de la especie variaron según los meses estudiados entre 0 y 0.067 caracoles por metro cuadrado. Las mayores densidades se observaron en los meses cálidos y las menores en los meses fríos. La disminución en los meses de otoño e invierno podría deberse a las condiciones climáticas estresantes (e.g. bajas temperaturas, que en invierno disminuyen hasta 6°C) que provocarían una disminución del metabolismo de la especie. Sin embargo, no debe descartarse que la presencia de algas que tapizan el sustrato, obstaculicen el hallazgo de los caracoles durante estos meses, aún por parte de un buzo experimentado. La baja de densidad observada para esta especie coincide con lo reportado para otras especies de la misma familia (*O. magellanica* con 0,035 ind/m², Bigatti 2005; *V. musica* con 0,07 ind/m², Peralta 2012; *A. ancilla* 0,022 ind/m², Zabala 2013).

La distribución de frecuencias de tallas fue unimodal. Notablemente, la estructura de tallas de la población sólo incluyó organismos mayores de 65 mm. Esto se podría explicar por el hecho de que *Z. dufresnei* es una especie críptica que vive enterrada y con el sifón inhalante visible apenas unos milímetros fuera del sedimento (observación personal); esto también fue observado en *V. musica* (Peralta, 2012). Además, considerando que el fondo habitado por esta especie en la BSA es heterogéneo, con arena, canto rodado y gran parte del año con abundante cobertura de algas, es esperable que la visualización individual de los caracoles más pequeños sea aún más dificultosa que para los adultos, aún para un pescador avezado. Por otra parte, la coloración del pie y de la concha se mimetiza con el tipo de fondo haciéndose muy difícil encontrarlos (observación personal). Numerosos estudios han reportado que los volútidos viven enterrados y emergen sólo para buscar alimento o en el momento de reproducirse (Clench y Turner, 1964; 1970; Poppe y Gotto, 1992; Penchaszadeh *et al.*, 2009; Pereyra *et al.*, 2009; Bigatti *et al.*, 2010; Peralta, 2012). *Z. dufresnei* no sería la excepción, con lo cual debería aumentarse el esfuerzo de búsqueda (o utilizar un método diferente) para localizar a los individuos de tallas menores.

Con respecto a las medidas morfogravimétricas pudo corroborarse que las tallas (LT, AT y PT) son estadísticamente diferentes, a favor de las hembras. Dadas las mínimas diferencias encontradas respecto de los valores medios de estas variables, las mismas no tendrían significado biológico. Esto difiere con las afirmaciones de Pereyra *et al.* (2009) quien afirma que las hembras son más anchas y pesadas que los machos. Esta discrepancia puede deberse a que dicho autor llegó a esa conclusión analizando ejemplares correspondientes a un período reproductivo (Octubre-abril), con un análisis más profundo llevado a cabo en esta tesis abarcando todas las estaciones del año y más de un año no se hallaron diferencias entre sexos.

Es oportuno mencionar que Lahille (1895) en su trabajo "Contribución al estudio de las volutas argentinas", hace referencia a un volútido de talla pequeña (con una longitud total de concha de unos 100 mm) identificado por dicho autor como *Voluta angulata affinis* que, al parecer, se trataría de ejemplares de la población de *Zidona dufresnei* de la BSA como nombrara Pereyra *et al.*, 2009. Sin embargo, al revisar la colección del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (8 sintipos correspondientes al material publicado en el trabajo arriba mencionado), si bien el aspecto de las conchas es similar (aunque en general se encuentran algo desgastadas en su superficie, **Fig. 3.9**), el

Capítulo 3

lugar de colección es mencionado como Mar Argentino, no pudiendo establecerse el sitio exacto de recolección del material depositado y por lo tanto adjudicarle a esta población aquí estudiada ese nombre.

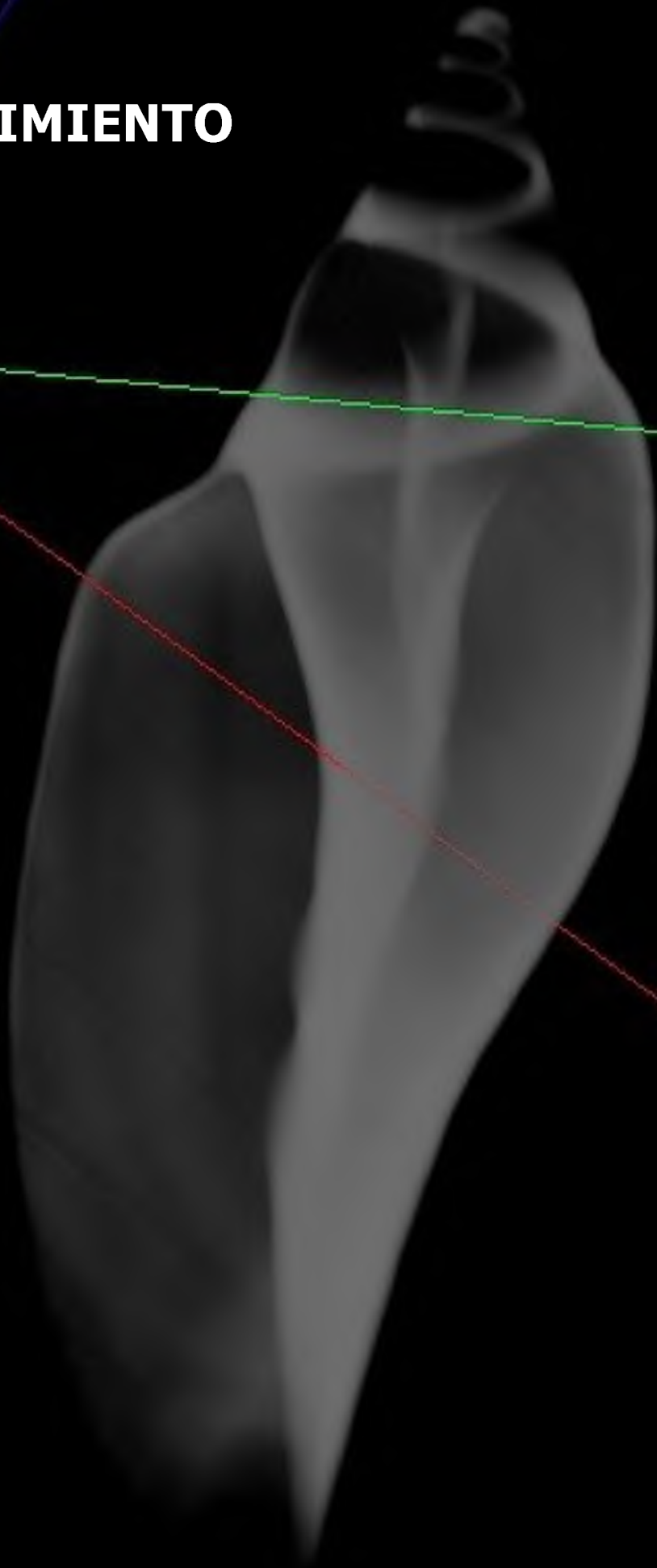
Al comparar la proporción de sexos estacionalmente y durante todo el período de estudio, la misma no se alejó de la proporción 1:1. Esto mismo fue observado por Pereyra *et al.* (2009) para la misma zona de estudio que esta tesis como así también por Giménez y Penchaszadeh (2002) para la zona de Mar del Plata y Medina (2013) para la población de profundidad del Golfo San Matías.

Los resultados del presente capítulo permiten caracterizar con mayor profundidad la población de la BSA, hallando que se encuentra dispersa en distintos puntos la bahía con características similares en su sustrato y origina una serie de nuevos interrogantes tales como: ¿cómo se originan las diferencias en tallas que se observan entre las poblaciones del intermareal de la Bahía San Antonio respecto a las poblaciones submareales, tanto del Golfo San Matías como de la costa bonaerense? ¿existe alguna conexión entre ellas? ¿es la población de la bahía una población aislada? O se trata de adaptaciones locales que se manifiestan en morfotipos distintos?. Indudablemente estudios en el área de la biología molecular resultan indispensables para responder estos interrogantes.



Figura 3.9. Ejemplares de *Voluta angulata* variedad *affinis* Lahille, 1895 de la colección malacológica del Museo de La Plata. Barra= 1cm

4. CRECIMIENTO



4.1. INTRODUCCIÓN

Los datos sobre las edades de los individuos de una población son necesarios para examinar el crecimiento, la mortalidad y las características reproductivas (por ejemplo, la edad de maduración) de dicha población. Es decir, partiendo del conocimiento de la edad de los individuos de una población es posible establecer modelos de crecimiento, mortalidad y productividad en una población (Schnute, 1982; Fletcher, 1987; Brey, 1990).

El crecimiento puede definirse como el incremento en tamaño o masa corporal que experimenta un organismo a través del tiempo. Se trata de un proceso individual y extrapolable a la población de un determinado lugar (Brey, 2001).

Los estudios de crecimiento pueden realizarse a través del estudio de partes duras (Sheperd *et al.*, 1995), del análisis de frecuencias de tallas (Ré, 1989) o de la observación directa de los individuos (Forsythe y Hanlon, 1988; Devries y Frie, 1996). En varios grupos animales las estructuras calcificadas producen incrementos periódicos de crecimiento útiles para determinar la edad a escala anual, semianual, mensual o diaria. En los invertebrados marinos se ha estudiado la edad de los individuos a través del uso de estructuras duras tales como placas inter-ambulacrales de equinodermos (Gage, 1990), mandíbulas de poliquetos (Olive, 1980), esqueletos de corales y briozoos (Wells, 1963; Brey *et al.*, 1999), estatolitos de cefalópodos (Álvarez Pérez *et al.*, 2006; Challier *et al.*, 2005) y de caracoles (Richardson *et al.*, 2003; Barroso *et al.*, 2005; Richardson, *et al.*, 2005; Chatzinikolaou y Richardson, 2007), opérculos de caracoles (Santarelli y Gross, 1985; Gedron, 1992; Narvarte, 2006; Avaca *et al.*, 2012). Asimismo en los moluscos se ha estudiado el crecimiento a través del análisis de marcas, tanto en las conchas de bivalvos (Richardson, 1989; Morsan, 2000; Cerrato, 2000; Morsan y Ciocco, 2004) como en las conchas de caracoles (Sheperd *et al.*, 1995; Barroso *et al.*, 2005; Giménez *et al.*, 2004; Cledón *et al.*, 2005b; Schöne *et al.*, 2006; Bigatti *et al.*, 2007; Arrighetti *et al.*, 2012).

En el caso de los gasterópodos, la concha característica presenta una espira cónica, cuyo ápice contiene la parte más pequeña y antigua (protoconcha) a partir de la cual va aumentando su tamaño en sucesivas vueltas hasta llegar a la última (teleoconcha). En las conchas de muchas especies de gasterópodos se evidencian notables marcas de crecimiento en su superficie externa, generalmente más notorias

Capítulo 4

en la última vuelta y en forma paralela a la espiral del cuerpo. Estas marcas pueden ser utilizadas para la estimación del crecimiento y de la edad de los individuos al igual que han sido usados para tal fin estructuras como opérculos o estatolitos (Shepherd *et al.*, 1995; Narvarte, 2006; Avaca *et al.*, 2012). Sin embargo, no siempre estas marcas son claramente visibles, con lo cual deben ser utilizados distintos métodos para evidenciarlas. Dentro de la variedad de métodos utilizados para el estudio de las marcas de crecimiento se pueden mencionar, entre otros, los cortes finos de valvas (Bigatti *et al.*, 2007), los *peel* de acetatos (Richardson *et al.*, 1979, 1989; Cerrato, 2000; Richardson *et al.*, 2003), las marcas con fluorescencia (Kaehler y McQuaid, 1999; Fujikura *et al.*, 2003; Heilmayer *et al.*, 2005; Riascos *et al.*, 2006; 2008, Hermann *et al.*, 2009) y los isótopos estables de oxígeno (Kideys, 1996; Richardson *et al.*, 2005; Giménez *et al.*, 2004; Cledón *et al.*, 2005b; Bigatti *et al.*, 2007). La medida más usada para estudiar el crecimiento en espiral de los caracoles es el cambio en la longitud de la concha, y se considera desde el ápice hasta el punto más alejado de la vuelta del cuerpo, a lo largo del eje de la espiral (Ekaratne y Crisp, 1984).

El crecimiento poblacional puede ser calculado sobre la base del crecimiento individual (largo total por ejemplo, u otra variable como el peso) en un determinado período de tiempo, siendo luego posible ajustar ese crecimiento a modelos teóricos de crecimiento como el logístico, el de von Bertalanffy o el de Gompertz, entre otros.

Para *Zidona dufresnei*, el patrón de crecimiento sólo ha sido estudiado para la población submareal del área de Mar del Plata (Giménez *et al.*, 2004). En este capítulo se realiza la descripción del crecimiento del caracol *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio en base al estudio de las marcas de crecimiento presentes en las conchas.

4.1 MATERIALES Y MÉTODOS

Para la determinación de la edad se utilizaron sólo ejemplares recolectados en la BSA durante la estación de verano (N = 62), debido a que los nacimientos de esta especie se producen predominantemente en esa estación climática (Roche *et al.*, 2013). De esta manera fue posible asignar años enteros a los caracoles analizados. Las tallas de los individuos variaron entre 38,7 y 124,2 mm de largo total, y se usaron caracoles

Capítulo 4

con su concha totalmente sana (sin bordes rotos). Se identificaron marcas de crecimiento externas e internas. Las externas pueden observarse claramente en la última vuelta; estas marcas en la concha son continuas, es decir se disponen desde el último anfracto hasta el canal sifonal (**Fig. 4.1**).

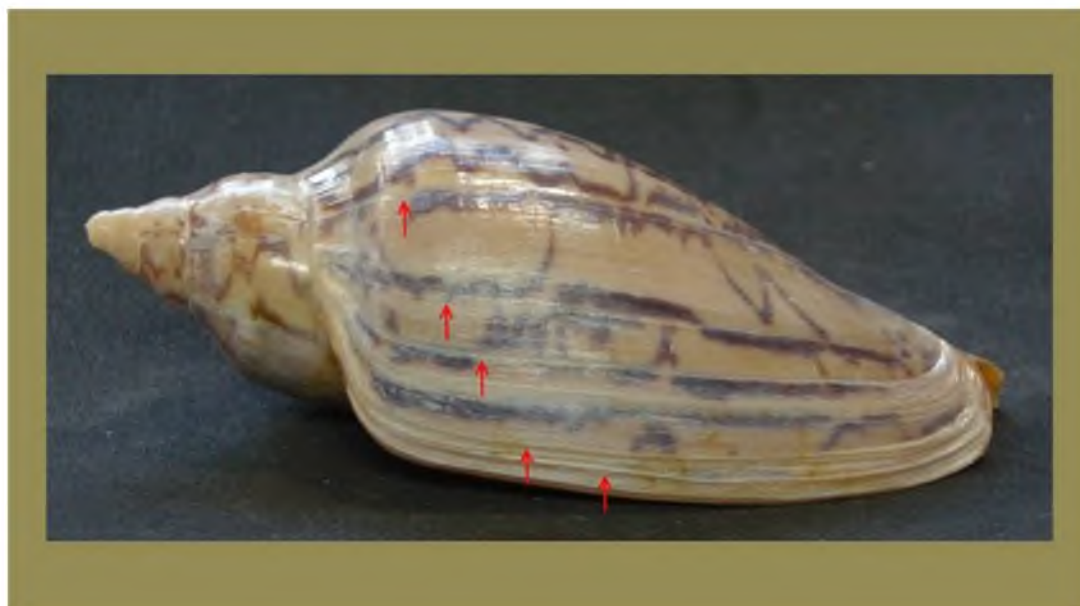


Figura 4.1. Imagen de la concha de *Z. dufresnei* donde se pueden observar externamente las marcas de crecimiento (flechas). Talla del ejemplar 90,3 mm.

4.2.1. Determinación de la edad y validación de anillos de crecimiento

Las conchas se cortaron y pulieron siguiendo el crecimiento en espiral de la concha desde el ápice hasta el extremo de la abertura (**Fig. 4.2**). Las mismas se observaron en posición vertical bajo un microscopio estereoscópico Leica S6D con equipo fotográfico y analizador de imagen incorporados. Se observaron y enumeraron en forma progresiva las líneas de crecimiento identificadas y se fotografiaron con una cámara Sony Cyber shot de 8.1 megapíxeles. La lectura de las marcas de crecimiento presentes en las conchas se llevó a cabo por dos personas que realizaron las lecturas en forma independiente.

Con la finalidad de validar el carácter anual de las marcas, la periodicidad de las mismas fue analizada a través de la observación, a contraluz y bajo lupa, del labro (borde de la abertura) de 565 conchas, de individuos colectados entre enero de 2007

Capítulo 4

y octubre de 2009. Dependiendo del momento del año y del crecimiento de cada individuo, ese borde puede terminar en una banda clara o una oscura, lo que permitió categorizar cada marca del borde en oscuro (opaco) o claro; la observación de estos bordes permite relacionarlo con el mes de muestreo, y establecer el ciclo anual de la especie (metodología adaptada de Narvarte *et al.* (2008), quienes lo aplicaron al estudio del crecimiento de *Buccinanops globulosus* a partir de la lectura de los opérculos).



Figura 4.2. Ejemplar de *Z. dufresnei* (LT: 82,13 mm) cortado siguiendo la trayectoria en espiral de la concha para la observación de marcas de crecimiento internas.

4.2.2. Rayos X y Tomografía Computada

Con el objetivo de corroborar si las marcas externas observadas en las conchas de *Z. dufresnei* se correspondían con marcas periódicas de crecimiento, y con la intención de verificar la existencia de otras marcas de crecimiento internas, no observables a simple vista, se hicieron radiografías y tomografías de las conchas de los caracoles.

Para el análisis de marcas internas se procedió a tomar imágenes radiográficas de 20 individuos en un rango de tallas de 85 a 112 mm, con un equipo de Rayos-X marca

Capítulo 4

LADEM con un voltaje de 60mA y con un tiempo de exposición de 0,008 ms. Una vez tomadas las radiografías y reveladas, éstas fueron digitalizadas. Sobre las imágenes digitalizadas se procedió a la identificación de las bandas de crecimiento de cada concha.

Para la realización de las tomografías se seleccionaron 5 individuos de un rango de tallas entre 84 y 100 mm. A cada ejemplar se le adjuntó una identificación metálica con cinta adhesiva que permitiera su reconocimiento en la digitalización de la imagen 3D. El material fue analizado con un tomógrafo Multislice TOSHIBA Modelo Aquilion16. Se usaron 120KV y un voltaje de 200 mA. Se empleó un tiempo de rotación de 0,5 segundos. Se usó un diámetro de campo de 320 mm. El espesor de corte fue de 0,5 mm, con un intervalo de reconstrucción de 0,3mm. Se exploraron filtros para hueso. La extensión de los archivos DICOM fue cambiada con el software libre MRIConvert 2.0, lo cual permitió la lectura de reconocimiento desde otros paquetes de software. La visualización y reconstrucción del volumen se realizó mediante programas gratuitos (GEHC MicroView 2.0.29 y VolView2.0).

4.2.3. Estimación de los parámetros de crecimiento

4.2.3.1. Modelo von Bertalanffy

El patrón de crecimiento fue descrito utilizando los datos de talla (LT, mm) versus edad (años) de 62 conchas a los que se sumaron datos de 73 (haciendo un total de 135 datos) tallas de eclosión obtenidos en el estudio del desarrollo intracapsular de esta especie (**capítulo 6**) consideradas como la talla al nacer.

Con los datos de talla-edad se obtuvo una nube de puntos, a la cual se le ajustó la curva de crecimiento de von Bertalanffy, cuya fórmula general es:

$$L_t = L_{\infty} * (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde, L_t = largo total a la edad t (mm), L_{∞} = largo máximo esperado o talla asintótica (mm), k = constante catabólica que representa la velocidad en alcanzar L_{∞} (año⁻¹), t_0 = edad hipotética cuando $L_t = 0$ y con distribución normal. Los parámetros del modelo (L_{∞} , t_0 y k) fueron estimados mediante el método de máxima verosimilitud (Aubone y Wohler, 2000). Este método, no lineal, consiste en asignar un valor al conjunto de los parámetros, de tal manera que los datos observados

Capítulo 4

adquieran máxima probabilidad de ocurrir bajo el modelo asumido. La estimación de los parámetros se obtiene de forma iterativa por métodos numéricos.

El modelo de von Bertalanffy asume que el parámetro k es constante en todos los rangos de edades y que varía linealmente con la talla. La elección de este modelo estuvo fundamentada en la naturaleza de los datos que sugieren la conveniencia de utilizar un modelo asintótico y en la posibilidad de comparar los resultados de este estudio con los de estudios previos realizados sobre otras especies de caracoles marinos.

4.2.3.2 Modelo de Gompertz

El modelo de Gompertz también fue ajustado a la serie de datos, dado que ha sido aplicado en estudios previos realizados sobre *Z. dufresnei* y sobre otras especies de volutidos sudamericanos.

El modelo de crecimiento de Gompertz tiene la siguiente ecuación:

$$L_t = L_{\infty} * e^{-e^{-k(t-t_0)}}$$

donde L_t corresponde al largo total de los individuos a lo largo del tiempo, L_{∞} corresponde al largo infinito, k es la constante de crecimiento y t_0 edad hipotética cuando $L_t = 0$.

Con la finalidad de comparar el patrón de crecimiento de esta especie con el de otros volutidos del Mar Argentino se utilizó el Índice Phi de Munro (Pauly y Munro, 1983) cuya fórmula general es $\phi = \text{Log}(k) + 2\text{Log}(L_{\infty})$ y que permite evaluar la *performance* global del crecimiento.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Determinación de la edad y validación de los anillos de crecimiento

Al observar las conchas a la lupa se pudieron ver claramente las líneas de crecimiento. Éstas surgen desde la capa más interna de la concha y la atraviesan hasta el borde externo (**Fig. 4.3**). En este estudio se consideraron las marcas claras que fueron utilizadas para el conteo de la edad de cada ejemplar. Estas marcas se identificaron claramente, aún las más cercanas al labro, donde el espacio entre marca

y marca se hace cada vez más pequeño (a partir del cuarto-quinto año de vida) (**Fig. 4.3b**). La máxima edad registrada fue de 13 años.

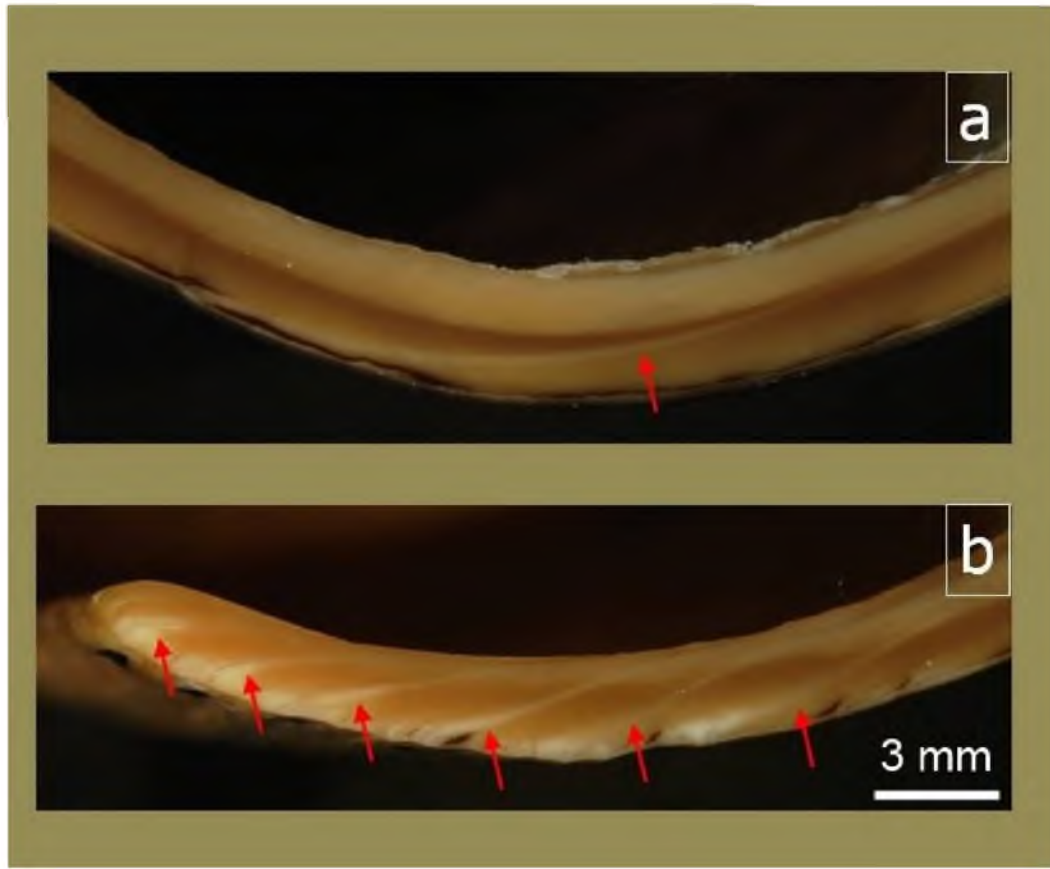


Figura 4.3. Fotografías de los cortes de conchas de *Z. dufresnei* observados bajo microscopio estereoscópico. a. sector medio de la última vuelta. b. borde de la abertura (labro), sector donde las marcas se acercan cada vez más entre sí. Las flechas indican las marcas claras.

Las marcas de crecimiento en la concha de *Z. dufresnei* están compuestos por una sucesión de regiones claras y oscuras vistas a trasluz. Se observó que durante los meses de octubre a abril los individuos presentan una marca oscura en formación en el labro (**Fig. 4.4**); mientras que esa predominancia no se observó entre los meses de mayo a septiembre donde el borde fue predominantemente claro (**Fig. 4.4**). Este análisis confirma que el patrón de marcas, claras y oscuras, tienen una periodicidad anual, con lo que se justifica el uso de estas marcas anuales para la asignación de edades a los ejemplares analizados durante el período de estudio.

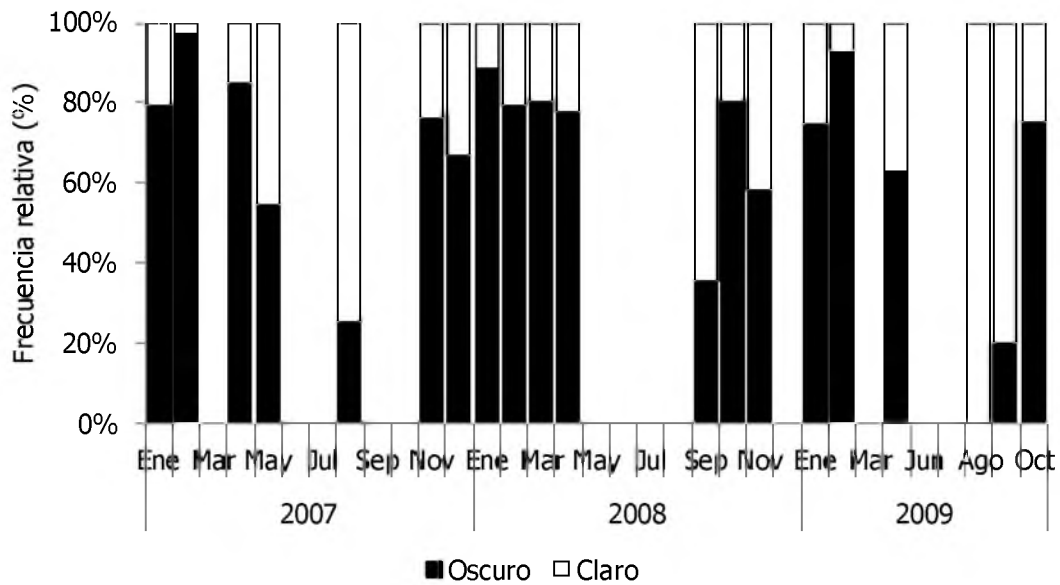


Figura 4.4. Frecuencia relativa (porcentaje mensual) de individuos según la coloración del borde del labro oscuro o claro de *Z. dufresnei*. El número encima de la columna indica el número de conchas observadas de cada mes.

4.3.2. Rayos X y Tomografía Computada

Tanto en el análisis de las conchas con rayos X como con tomografía computada se pudieron observar claramente aquellas marcas de crecimiento que son visibles a simple vista en la última vuelta (Figs. 4.5 y 4.6). No obstante no se diferenciaron, bajo los dos métodos empleados, marcas más allá de la mitad de la vuelta del cuerpo como así tampoco en la espira.

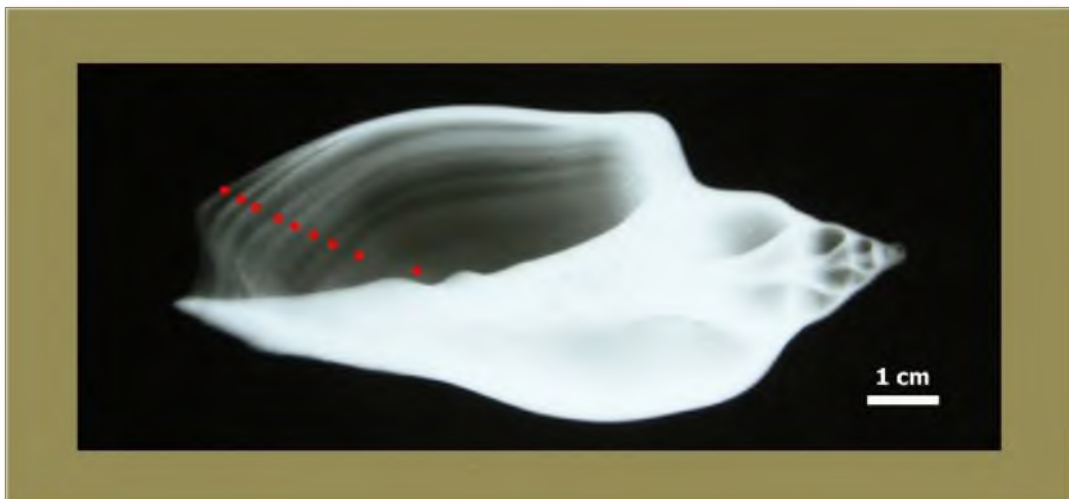


Figura 4.5. Ejemplar de *Z. dufresnei* de 104mm de largo total y 13 años de edad. Los puntos rojos marcados en la fotografía corresponden a las marcas del 5^{to} al 13^{er} año de edad.

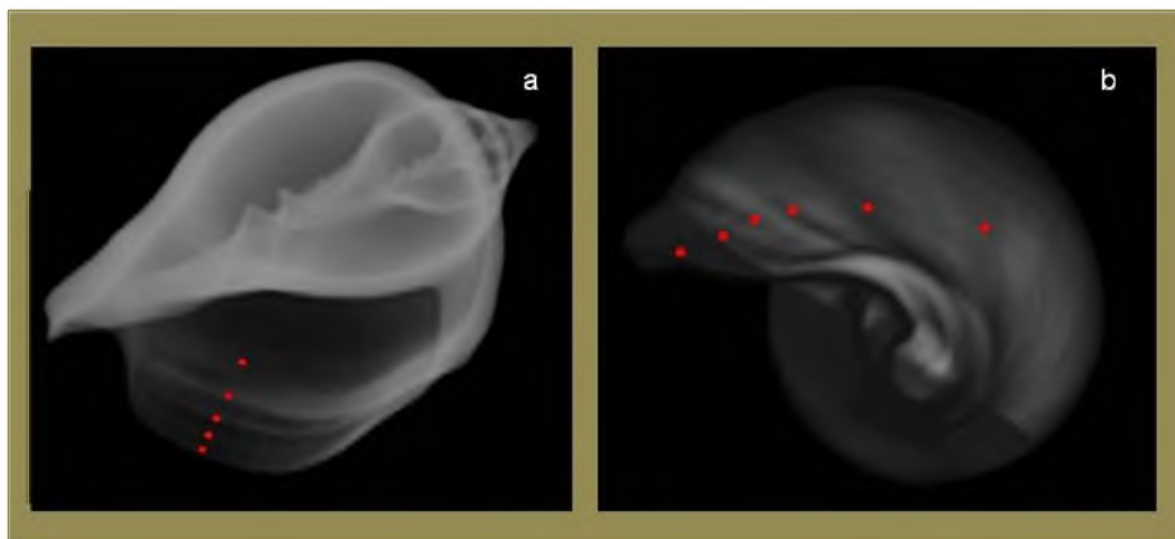


Figura 4.6. Imágenes tomográficas de un ejemplar de *Z. dufresnei* de 100,9 mm de LT y 8 años de edad. Los puntos rojos marcados en la fotografía corresponden a las marcas del 5^{to} anillo de crecimiento.

4.3.3. Estimación de los parámetros de crecimiento

4.3.3.1. Modelo de von Bertalanffy

Con los valores de talla y edad de 135 conchas se construyó una curva de crecimiento. Este modelo ajustó bien a los datos de talla-edad para *Z. dufresnei*. Los parámetros estimados del modelo de von Bertalanffy fueron los siguientes: $L_{\infty} = 100,4$ mm; $k = 0,52$ año⁻¹ y $t_0 = -0,17$ años. La curva de crecimiento resultante de la estimación por este modelo se muestra en la **Figura 4.7**.

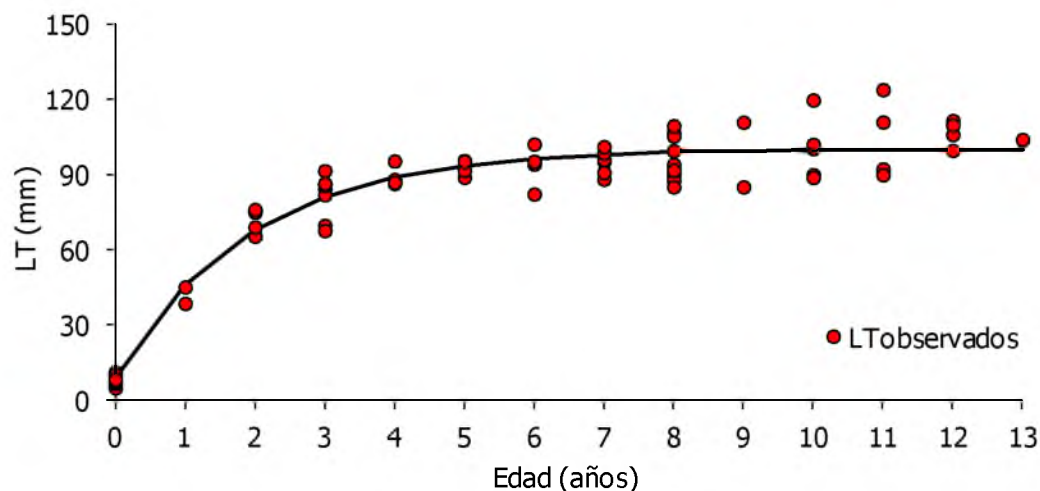


Figura 4.7. Curva de crecimiento (modelo de von Bertalanffy) ajustada a los datos talla-edad de *Z. dufresnei*.

4.3.3.2. Modelo de Gompertz

A los mismos valores de talla-edad de 135 conchas se les ajustó la curva de crecimiento del modelo de Gompertz. La curva de crecimiento resultante de la estimación por este modelo se muestra en la **Figura 4.8**. Los parámetros estimados del modelo fueron los siguientes: $L_{\infty} = 98,24$; $k = 0,91$ y $t_0 = 0,96$.

En ambos casos, los modelos permiten identificar un crecimiento rápido de *Z. dufresnei* durante los primeros (dos/tres) años de vida, llegando prácticamente al 70% del largo máximo esperado en ese periodo.

Los valores del índice Phi de Munro para las poblaciones de volútidos para las que se tiene información del crecimiento (incluyendo *Z. dufresnei*), se presentan en la **Tabla 4.1**.

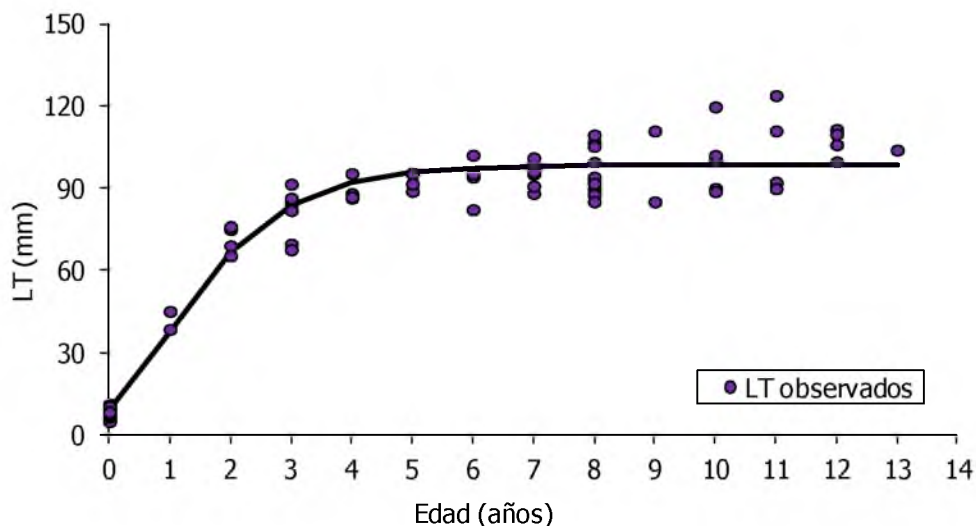


Figura 4.8. Curva de crecimiento del modelo de Gompertz ajustada a los datos talla- edad de *Z. dufresnei*.

Tabla 4.1. Parámetros estimados del modelo de Gompertz y valores obtenidos del índice ϕ para especies de volutidos del Mar Argentino. L_{∞} : talla asintótica, k : constante catabólica y ϕ : índice de Munro.

Especie	Localidad	L_{∞}	k	Índice ϕ	Fuente
<i>Zidona dufresnei</i>	Mar del Plata	208,84	0,21	3,96	Giménez et al., 2004
<i>Zidona dufresnei</i>	Bahía San Antonio	98,24	0,91	3,94	Esta tesis
<i>Odontocymbiola magellanica</i>	Puerto Madryn	200	0,19	3,89	Bigatti, 2007
<i>Adelomelon ancilla</i>	Puerto Madryn	170	0,14	3,61	Zabala, 2013

4.4. DISCUSIÓN

En este capítulo se analizó por primera vez el crecimiento individual de la población de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio. El estudio de edades se realizó a partir del análisis de las marcas de crecimiento como evidencia del fenómeno de depositación de material calcáreo permanente dejado sobre la concha durante el crecimiento de la misma (Rhoads y Lutz, 1980). Estos registros ontogenéticos se expresan en forma de bandas de crecimiento, cuya periodicidad puede ser de origen endógena, exógena o mixta (Richardson, 1989). La estacionalidad climática puede quedar preservada como una de estas bandas. En los grupos animales que habitan en latitudes altas, la gran variación térmica es a menudo registrada como marcas estacionales de crecimiento y por lo tanto, las especies de zonas templadas suelen tener un amplio espaciamiento entre marcas. En el caso de *Z. dufresnei* se observan claramente líneas de crecimiento que en realidad se depositan como marcas dobles, una más pequeña correspondiente a la estación invernal y otra mayor correspondiente a la estación de verano, ambas marcas hacen la marca anual. Estas marcas fueron observadas bajo microscopio estereoscópico a partir del tercer anfracto (en la mayoría de los individuos analizados) y a lo largo de toda la última vuelta. Al analizar las marcas con rayos X y tomografía computada, las marcas de la espira o de la primera porción de la última vuelta, no fueron detectadas, posiblemente debido a que no hay un cambio "significativo" en la densidad de la concha. La presencia de marcas anuales en la concha también fue observada para esta especie en su población submareal de la zona de Mar del Plata (Giménez *et al.*, 2004), como así también para otras especies de la familia en la misma región (*Adelomelon brasiliiana* - Cledón *et al.*, 2005 y *A. beckii* - Arrighetti *et al.*, 2011). En los moluscos, el crecimiento se asocia a la temperatura por la relación entre esta variable ambiental y la tasa metabólica de los individuos (Sebens, 1987). En el presente trabajo se puso en evidencia que la mayor depositación de material (CaCO_3) que da origen a las marcas de crecimiento en la concha ocurre mayormente durante los meses de verano y otoño (banda oscura) mientras que la menor depositación ocurre en invierno e inicio de primavera (banda clara), coincidiendo así con los mayores y menores registros de temperatura del agua de mar, respectivamente (**Capítulo 5**).

La técnica utilizada para determinar la edad a través de cortes de valvas supone un tiempo mayor de análisis debido a que la preparación de las conchas (y la posterior

Capítulo 4

observación de las mismas) es laboriosa. Sin embargo, se trata de una técnica económica a diferencia de la técnica que utiliza isótopos estables de oxígeno. Esta última se basa en que la tasa natural de ocurrencia del isótopo estable de oxígeno O^{16} y O^{18} en el ciclo biogénico de una estructura de carbonato de calcio depende de la temperatura. Esta relación es inversamente proporcional a la temperatura durante la depositación de la concha (Epstein *et al.*, 1951), y la relación es casi lineal entre 5 y 30 °C (Epstein *et al.*, 1951; Epstein y Lowenstam, 1953). Debido a su alto costo, en general, en el caso de las especies de gasterópodos argentinos la técnica de isótopos estables se ha aplicado al estudio de un número limitado de individuos (Giménez *et al.*, 2004; Cledón *et al.*, 2005b; Bigatti *et al.*, 2007; Arrighetti *et al.*, 2011). Por ejemplo, en el caso de *Z. dufresnei* y *A. brasiliana* se usaron 5 individuos, en *O. magellanica* 3 individuos y en *A. beckii* dos individuos, y luego se ha extrapolado el resultado al resto de los individuos de la población. Por lo tanto, la técnica de isótopos estables ha resultado una técnica útil para la determinación de la periodicidad de marcas de crecimiento cuando no se dispone de otra herramienta para ese mismo objetivo. En el presente estudio, pudo disponerse de un gran número de conchas para el análisis de la zona del labro, y así pudo validarse la periodicidad anual mediante la observación del patrón de color (claro y oscuro).

El modelo de Gompertz posibilitó la comparación con la población submareal del caracol fino en la zona de Mar del Plata, y de otras especies como *Odontocymbiola magellanica* y *Adelomelon ancilla*. Teniendo en cuenta el parámetro k para la población estudiada, la velocidad con la que se alcanza la talla asintótica sería mayor que la de la población de *Z. dufresnei* de Mar del Plata, como así también de las otras dos especies mencionadas.

El modelo de von Bertalanffy es el que ajusta mejor a los datos de la especie estudiada ya que la curva construida a partir de los datos talla-edad (representadas todas las edades) carece de la típica forma sigmoidea del modelo de Gompertz. Es decir, en el caso de *Z. dufresnei* de la Bahía San Antonio, no se observa ningún punto de inflexión. Asimismo la talla máxima que alcanzaría un individuo promedio ($\sim 100\text{mm}$), estimada mediante el ajuste del modelo de von Bertalanffy, se acerca más a la realidad. Este modelo es el más aplicado para especies de invertebrados marinos (Urban, 2000). Al igual que en la especie aquí estudiada, Arrighetti (2011) encontró que el volútido *A. beckii*, pertenece al grupo de caracoles en el que la curva de crecimiento (en tamaño de la concha) no tiene ningún punto de inflexión más allá

Capítulo 4

del año de vida y que su crecimiento puede ser adecuadamente descripto utilizando el modelo von Bertalanffy.

Los individuos de *Z. dufresnei* crecerían rápidamente durante los dos primeros años de vida disminuyendo su tasa de crecimiento entre los tres y cuatro años y alcanzado la talla asintótica, aquella en la cual la curva alcanza su máximo, entre los 5/6 años. Cudney-Bueno y Rowell (2008) observaron algo similar en el gasterópodo *Hexaplex nigritus* de la Isla San Jorge (México): los individuos dejarían de crecer en largo al alcanzar la madurez y luego incrementarían el grosor de la concha y de toda la masa visceral. Es decir, estos caracoles crecerían rápidamente durante el primer año de vida y el crecimiento se reduciría marcadamente luego del segundo o tercer año de vida, una vez que los individuos alcanzan la talla de madurez aproximadamente a los 85-95 mm. Paradójicamente, el individuo de *Z. dufresnei* de mayor tamaño no fue el de mayor edad, como se hubiera esperado y como se observó para esta especie en otras latitudes (Giménez *et al.*, 2004). Esto hace suponer que en la población estudiada de *Z. dufresnei*, al igual que en la población de *H. nigritus*, los individuos depositarían el carbonato de calcio de manera tal que se produce un engrosamiento de la concha sin crecimiento en la longitud de la misma. Posiblemente esto se encuentre asociado a los parámetros ambientales propios de la Bahía San Antonio, que se caracteriza por tener un régimen de circulación de agua con una baja tasa de renovación y con temperaturas que varían entre 8 (en julio) y 24° C (en enero-febrero) (**Capítulo 5**). Variaciones térmicas extremas no sólo se dan entre estaciones sino también dentro del ciclo diario de mareas, y durante la bajamar estival los caracoles quedan expuestos a las altas temperaturas atmosféricas. A las condiciones extremas de algunas variables ambientales debe sumarse la presión por depredación a la que los individuos de *Z. dufresnei* se ven expuestos, por ejemplo por parte de aves marinas. En este sentido, se han observado individuos de gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) capturar los caracoles y soltarlos desde una cierta altura en el aire, para así romperlos y luego acceder a su carne (Montenegro, Narvarte, comunicaciones personales). Asimismo, Bigatti *et al.* (2005) sugieren que los individuos de *Odontocymbiola magellanica* que poseen una concha más fina, y por consiguiente más frágil, podrían ser más vulnerables frente a los ataques de depredadores como peces y cangrejos.

Los índices Phi fueron bastante similares, aun cuando los valores de los parámetros estimados tuvieran tanta divergencia. Incluso puede observarse que las dos

Capítulo 4

poblaciones de *Z. dufresnei* fueron más diferentes entre sí en sus parámetros de crecimiento que las poblaciones de dos especies distintas como *Z. dufresnei* y *O. magellanica*.

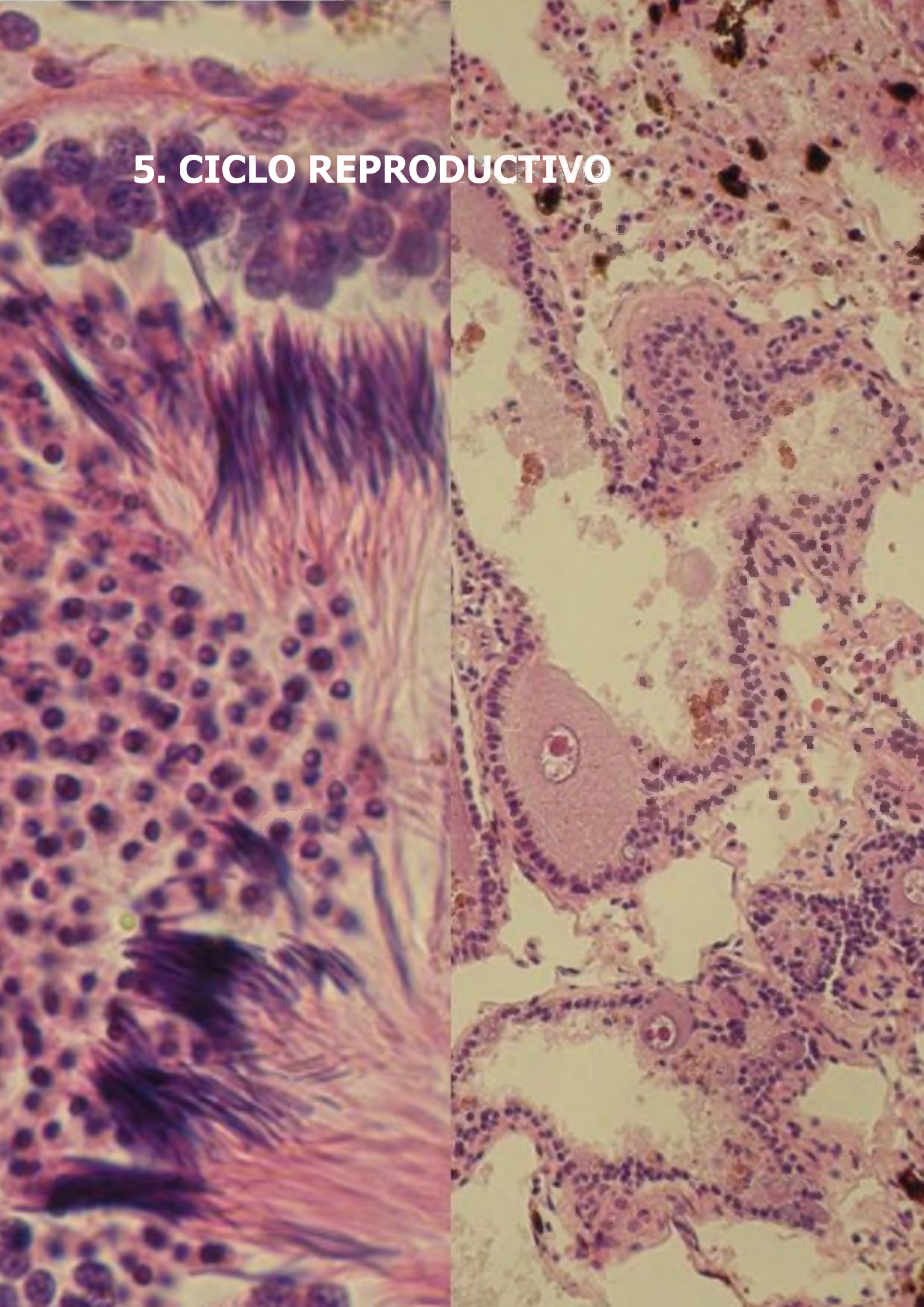
Los individuos de la población estudiada alcanzarían una edad máxima de 13 años, que resulta mucho menor que la conocida hasta el momento para la otra población de *Z. dufresnei* estudiada, y otras especies de volútidos del Mar Argentino (Giménez *et al.*, 2004; Cledón, *et al.*, 2005b; Bigatti *et al.*, 2007; Arrighetti *et al.*, 2011, Zabala, 2013) (**Tabla 4.2**). La población localizada en la Bahía San Antonio sería así menos longeva que las otras poblaciones pero tendría un crecimiento más rápido y alcanzaría una menor talla que las poblaciones submareales de la costa bonaerense (Giménez *et al.*, 2004) y del Golfo San Matías (Medina *et al.*, 2009).

Capítulo 4

Tabla 4.2. Distintos modelos de crecimiento y valores de sus parámetros en diferentes volúmenes del Mar Argentino. L_{∞} : talla asintótica, k : constante catabólica t_0 : edad hipotética cuando L_t : 0 y N: número de individuos analizados.

Especie	Localidad	Modelo	L_{∞}	k	t_0	N	Edad máx.	Fuente
<i>Zidona dufresnei</i>	Mar del Plata	Gompertz	208,84	0,21	5,49	142	17	Giménez <i>et al.</i> , 2004
<i>Adelomelon brasiliensis</i>	Mar del Plata	Logístico	186,28	0,18	4,60	131	20	Cledón <i>et al.</i> , 2005
<i>Odontocymbiola magellanica</i>	Puerto Madryn	Gompertz	200,00	0,19	5,48	113	20	Bigatti <i>et al.</i> , 2007
<i>Adelomelon beckii</i>	Mar del Plata	von Bertalanffy	405,43	0,09	0,73	308	29	Arrighetti <i>et al.</i> , 2010
<i>Adelomelon ancilla</i>	Puerto Madryn	Gompertz	170	0,14	5,5	142	18	Zabala, 2013
<i>Zidona dufresnei</i>	BSA	Von Bertalanffy	100,4	0,52	0,17	135	13	Esta tesis
<i>Zidona dufresnei</i>	BSA	Gompertz	98,24	0,91	0,14	135	13	Esta tesis

5. CICLO REPRODUCTIVO



5.1. INTRODUCCIÓN

La mayoría de los invertebrados se reproducen sexualmente. La reproducción sexual, en términos energéticos, es más costosa que la reproducción asexual. En invertebrados de desarrollo directo, los requerimientos energéticos no sólo se relacionan con la formación de gametas sino también con la búsqueda de la pareja, el cortejo, la cópula y la producción de fuentes nutritivas y de protección para los embriones (Stearns, 1992). La actividad reproductiva sexual involucra una serie de eventos repetitivos. En particular, la gametogénesis usualmente incluye (1) la acumulación de nutrientes que serán usados durante el proceso de formación de gametas, (2) la proliferación de células goniales y su diferenciación en gametas (gametogénesis), (3) la acumulación de gametas maduras, (4) la liberación de gametas, y (5) un período de reposo reproductivo, o período en el cual las gametas no liberadas son removidas o en el cual ocurre la muerte de los adultos (Giese y Pearse, 1974). El ciclo gametogénico está regulado tanto por factores endógenos (como la acumulación de nutrientes, las relaciones entre las hormonas específicas y los centros reguladores y las gónadas) como por factores exógenos o externos. Estos últimos pueden iniciar y sincronizar el momento de ocurrencia del ciclo gametogénico a través de cambios ambientales (Giese y Pearse, 1974; Olive, 1995).

La estación reproductiva es el momento del año en el cual la mayoría de los individuos de la población presenta gametas maduras listas para ser evacuadas. En algunas especies el ciclo gametogénico ocurre sólo una vez dentro del período reproductivo; en otras (especialmente en especies tropicales), puede haber varios ciclos gametogénicos durante el mismo período reproductivo (Giese y Pearse, 1974).

La fecundidad es el potencial reproductivo de un organismo o población, medido por el número de gametas, semillas o propágulos asexuales. La fecundidad es el principal indicador de la eficacia biológica (*fitness*) de un individuo, y puede ser regulada tanto por factores genéticos como ambientales (Stearns, 1992).

El conocimiento del ciclo reproductivo y de la fecundidad de una especie es muy importante para comprender su dinámica poblacional, sobre todo en aquellas especies que tienen interés económico. Para ello es necesario analizar histológicamente la gónada, conocer la frecuencia y momentos de puesta así también como la edad a la cual los individuos comienzan a reproducirse.

Capítulo 5

La primera madurez puede estar determinada por un tamaño o por una edad mínima que resulten compatibles con las funciones reproductivas (Calvo *et al.*, 1998). En las especies con importancia comercial, como *Zidona dufresnei*, ambos parámetros son a su vez indispensables para la aplicación de modelos pesqueros y permiten, por ejemplo, establecer tallas mínimas de capturas (Urban, 2000).

Los neogastrópodos han sido estudiados en diversos aspectos reproductivos. La familia Buccinidae ha sido una de las más analizadas (Pearse y Thorson, 1967; West, 1978; 1979 a, b; 1981; Ito, 1978; Takamaru y Fuji, 1981; Kideys *et al.* 1993; Martel *et al.*, 1986; Valentinsson, 2002). Dentro de la familia Volutidae se han estudiado los ciclos gonadales de *Adelomelon brasiliense* (Cledón *et al.*, 2005a), *Adelomelon beckii* (Arrighetti y Penchaszadeh, 2010) *Adelomelon ancilla* (Penchaszadeh *et al.*, 2009), *Odontocymbiola magellanica* (Bigatti *et al.*, 2008) y *Voluta musica* (Peralta, 2012). Para *Z. dufresnei* se describió el ciclo gonadal y la talla de primera madurez en una población submareal localizada en el área de Mar del Plata (Giménez y Penchaszadeh, 2002, 2003) que presenta características biológicas diferentes a las de la misma especie en el interior de la Bahía San Antonio (**Capítulo 3**).

Cuando se estudia el patrón reproductivo de gasterópodos, hay un fenómeno conocido como *imposex* que ha sido ampliamente estudiado. Se denomina así a la aparición de caracteres sexuales secundarios en hembras de neogasterópodos producidos por la exposición a tributil-estaño (TBT) (Nicholson y Evans, 1997; Miloslavich *et al.*, 2007). Smith (1971) fue el primero en acuñar el término *imposex* para referirse a la superposición de características masculinas en hembras, más tarde se relacionó este fenómeno con alteraciones endócrinas provocadas por la acción de los compuestos derivados del tributilestaño (TBT). Las alteraciones sexuales son frecuentes en el grupo de los neogasterópodos siendo más de 200 las especies hoy conocidas por presentar algún tipo de alteración (Morton, 2009). Dentro de la familia Volutidae estas alteraciones fueron observadas en varias especies (Penchaszadeh *et al.*, 2001; Bigatti y Penchaszadeh, 2005; Cledón *et al.*, 2006; Miloslavich *et al.*, 2007; Braga de Castro *et al.*, 2007; Bigatti *et al.*, 2009).

En este capítulo se describe el ciclo gonadal de machos y hembras de *Z. dufresnei* en tres sitios localizados en la BSA. Con el objetivo de evaluar la fecundidad se realizaron experimentos y observaciones en ambiente natural.

5.2. MATERIALES Y METODOS

5.2.1. Análisis histológico de la gónada

A partir de los muestreos mensuales realizados entre noviembre de 2008 y marzo de 2010 en la Bahía San Antonio (sitios de muestreo: AS, BC y LC) (**Capítulo 2**), se seleccionaron al menos 5 machos y 10 hembras por fecha de muestreo para el análisis histológico de la gónada. El sexo se identificó *a priori* por la presencia de la glándula pedal en las hembras y su ausencia en los machos. Para ello, los individuos se colocaron en acuarios de vidrio y se observaron hasta que adhirieron el pie en la pared y pudo reconocerse la presencia/ausencia de dicha glándula. (**Fig. 5.1**). Posteriormente, el sexo de los individuos fue confirmado a partir de la observación de glándulas sexuales accesorias y ausencia de pene en las hembras, y por la ausencia de glándulas sexuales accesorias y la presencia de pene en los machos.

Para obtener la gónada, la concha fue dañada mecánicamente y separada del resto del cuerpo. La gónada se encuentra en el extremo superior de la espira en íntimo contacto con la glándula digestiva. La gónada fue cortada en secciones de 3-5 mm de lado y dispuestas en casetes para biopsias. Las secciones fueron fijadas en solución de Davidson durante 24 horas a 4°C y luego transferidas a etanol 70% para su posterior deshidratación en una serie creciente de etanol y xilol. Posteriormente, fueron embebidas en parafina a 58°C y cortadas a 5-7 µm con micrótopo de rotación 1130R Jung AG Heidelberg. Los cortes histológicos fueron coloreados con hematoxilina de Harris y eosina en solución acuosa, y montados con resina sintética para microscopía. El protocolo general para el tratado y obtención de los cortes histológicos se detalla en el **Anexo**.

Los cortes histológicos (1 a 4 cortes histológicos de cada individuo por portaobjeto) fueron observados bajo microscopio óptico (Nikon Eclipse E2000) utilizando objetivos de 4X, 10X y 40X. Se obtuvieron fotografías de los cortes más representativos con una cámara digital Nikon Coolpix de 12.1 megapíxeles.

Para establecer los estadios de desarrollo gonadal de las hembras y machos se tomó como referencia la escala de madurez propuesta por Giménez y Penchaszadeh (2003). Para caracterizar el tamaño oocitario alcanzado en cada estadio se midió el diámetro máximo y mínimo de todos los oocitos de cada una de las hembras analizadas y luego

se calculó la media aritmética entre ambas variables (diámetro oocitario promedio). Se construyeron histogramas de frecuencias de diámetro oocitario promedio y se comparó la distribución de las tallas oocitarias entre los sitios para cada fecha de muestreo mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

5.2.2 Talla a la madurez de las hembras

Con el objetivo de conocer la talla (LT, mm) a la madurez se procesaron individuos tratando de cubrir todo el rango de tallas. Se prestó especial atención en todos los cortes histológicos a la presencia efectiva de gónada; y en el caso de encontrarse tejido gonadal se observó el grado de desarrollo de las gametas. Se consideró hembra madura como aquella que presentaba oocitos en proceso de vitelogénesis, es decir a partir de estadio de crecimiento detallado en la **Tabla 5.2**.

5.2.3. Registro de temperaturas del agua de mar

Durante todo el período de estudio se registró la temperatura del agua de mar para establecer posibles relaciones entre esta variable ambiental y la actividad reproductiva (ciclo gonadal y oviposición) de *Z. dufresnei*. Los datos de temperatura provinieron de dos fuentes: registros puntuales realizados con una sonda multiparamétrica YSI 556 MPS (año 2008) para cada fecha de muestreo y registros continuos cada dos horas con botones de temperatura (años 2009 y 2010). Los datos obtenidos se utilizaron para graficar y analizar su variación temporal a lo largo del periodo de estudio.



Figura 5.1. Observación de individuos mantenidos en acuarios. a. macho, b. hembra; la flecha indica la presencia de la glándula pedal.

5. 2.4 Fecundidad

Con el objetivo de estimar la fecundidad, considerada como el número de ovicápsulas que una hembra puede poner por temporada reproductiva, se instalaron en el interior de la BSA, 10 jaulas de 1 x 1 x 0,70 m (**Fig. 5.2**). En seis jaulas se colocó un macho y una hembra de *Z. dufresnei*. En las cuatro jaulas restantes se colocó sólo una hembra, con la finalidad de evaluar si existe almacenamiento de espermatozoides en la *bursa copulatrix*. En ambos casos, los individuos fueron alimentados una vez cada 10 días con bivalvos y gasterópodos extraídos en la misma zona donde se desarrolló el experimento durante el tiempo de experimentación (30 días).



Figura 5.2. Jaulas dispuestas en el campo para determinar la fecundidad medida como el número de ovicápsulas colocadas por una hembra de *Z. dufresnei* en una temporada reproductiva.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Análisis histológico de la gónada

Se analizaron 541 individuos provenientes de los tres sitios de la BSA (**Tabla 5.1**). Los mismos fueron recolectados en un lapso de 2 años y 4 meses en el caso de Baliza Cangrejal (BC) y un año y 4 meses para El Arbolito de Salas (AS) y La Cuadra (LC). El sexo de todos los individuos fue confirmado por la observación histológica de la gónada.

La gónada en los machos se distinguió claramente de la glándula digestiva por presentar una coloración que varió desde el amarillo al marrón rojizo (**Fig. 5.3**). En el caso de las hembras no fue posible observar la gónada a simple vista, ya que se trata

de una pequeña porción que varía de posición en cada individuo. Cuando su observación fue posible se la halló tanto del lado interno (lado columelar) como del externo y también en ocasiones cruzando el tejido hepático conectando ambos sectores.



Figura 5.3. Coloración de la gónada masculina.

Tabla 5.1. Medidas de resumen de la talla (largo total, LT, en mm) de los individuos colectados para el análisis histológico. N: cantidad de individuos. AS: El Arbolito de Salas, LC: La Cuadra, BC: Baliza Cangrejal

Sitio	Sexo	N	LT máx.	LT mín.
AS	hembras	87	117,3	71,3
	machos	35	108,8	88,6
LC	hembras	77	119,7	81,2
	machos	56	112,6	89,7
BC	hembras	155	128,6	66,7
	machos	131	114,9	81,3

Capítulo 5

A partir de las características de las células goniales se reconocieron cinco estadios gonadales: inmaduro, de proliferación, de crecimiento, de evacuación y de postevacuación (**Fig. 5.4, Tabla 5.2**). Al no ser posible detectar la gónada externamente y al no estar siempre en la misma posición, hubo un porcentaje de cortes fallidos (22%) en los que no fue posible observar la gónada histológicamente.

Las tallas de los individuos colectados (siempre considerando en este capítulo LT, en mm) incluyeron muy pocos individuos de la franja de 70-80 mm y la mayoría superó los 82 mm. La talla mínima encontrada fue de 66,7 mm correspondiendo a una hembra histológicamente madura recolectada en la zona de Baliza Cangrejal.

Tabla 5.2. Descripción de los estadios de desarrollo gonadal de las hembras de *Z. dufresnei*.

Estadio	Descripción
Inmaduro	Pequeños folículos y algunas oogonias se observan claramente.
Proliferación	El ovario se caracteriza por la presencia de oogonias y oocitos previtelogénicos de diámetro menor a 30µm. Es frecuente observar la presencia de células en división celular.
Crecimiento	La mayoría de los oocitos inician la vitelogénesis a partir de las 30µm; entre 40 y 80µm se encuentran en vitelogénesis intermedia.
Evacuación	Presencia de oocitos mayores de 90 µm, folículos grandes y laxos.
Postevacuación	Folículos vacíos con restos de oocitos sin liberar o de vitelo esparcido en su lumen. Los folículos comienzan a disminuir su tamaño y el tejido conectivo comienza a proliferar. Oocitos previtelogénicos presentes.

5.3.1.2. Análisis histológico de las hembras

Las hembras se hallaron activas en términos reproductivos durante todo el período estudiado. En los ovarios se observaron oocitos de todas las tallas (**Fig. 5.5; Tabla 5.3**). No se encontraron diferencias en la distribución de tallas oocitarias entre los sitios para cada fecha de muestreo (test Kolmogorov- Smirnov, $p > 0,05$) (**Fig. 5.5**), por ello se procedió a unificar los muestreos y analizar todo como un único sitio generalizado. Los diferentes estadios gonadales fueron observados durante todo el año en diferente proporción (**Fig. 5.6**).

El rango de tamaños oocitarios más frecuente en el estadio de proliferación fue 26 – 30 µm (**Fig. 5.5 c**). A partir de las 30 µm se visualizaron células acompañantes. A

partir de las 80 μm se hicieron evidentes los gránulos de vitelo en el citoplasma de los oocitos (**Fig. 5.5 d**). Los oocitos se hallaron sueltos en el lumen a partir de las 90 μm , siendo el diámetro mayor observado, en individuos en evacuación, de 325 μm aunque esto fue poco frecuente ($168,75 \pm 48,19 \mu\text{m}$).

Se observaron hembras en evacuación desde agosto hasta abril, es decir en nueve de los doce meses del año. En mayo de 2009 se halló sólo una hembra, y su análisis histológico mostró que si bien se encontraba en crecimiento había oocitos mayores de 100 μm , posiblemente oocitos maduros no evacuados.

En general en el estadio de evacuación se hallaron muy pocos oocitos maduros por folículo. En cada episodio de liberación de gametas se observó la presencia de oogonias proliferando (**Fig. 5.4 e**) y de células compatibles con fagocitos que participarían en un proceso de reabsorción. En todos los meses estudiados, el proceso de reabsorción estuvo presente en un porcentaje cercano al 40% acompañando los distintos estadios gonadales.

Se recolectaron trece hembras en oviposición, en dos de las cuales no se pudo observar la gónada en el corte histológico. En las restantes se observó la presencia de oocitos previtelogénicos y en crecimiento como así también fue constante la observación de células compatibles con fagocitos. La hembra capturada en el momento de la oviposición de menor talla fue de 87,85 mm y la de mayor talla de 114,16 mm. La talla promedio de hembras en oviposición fue de 98,34 ($\pm 8,18$) mm.

Sólo en el sector de El Arbolito de Salas, en los meses de enero, abril, agosto y noviembre del 2009, se hallaron cinco hembras inmaduras (ver definición en Tabla 2; **Fig. 5.4 a y b**). Las tallas de estos individuos variaron entre 77,6 mm y 107,2 mm (talla promedio \pm DE: $98,3 \pm 8,4$).

No se hallaron hembras que mostraran alteraciones sexuales o imposex.

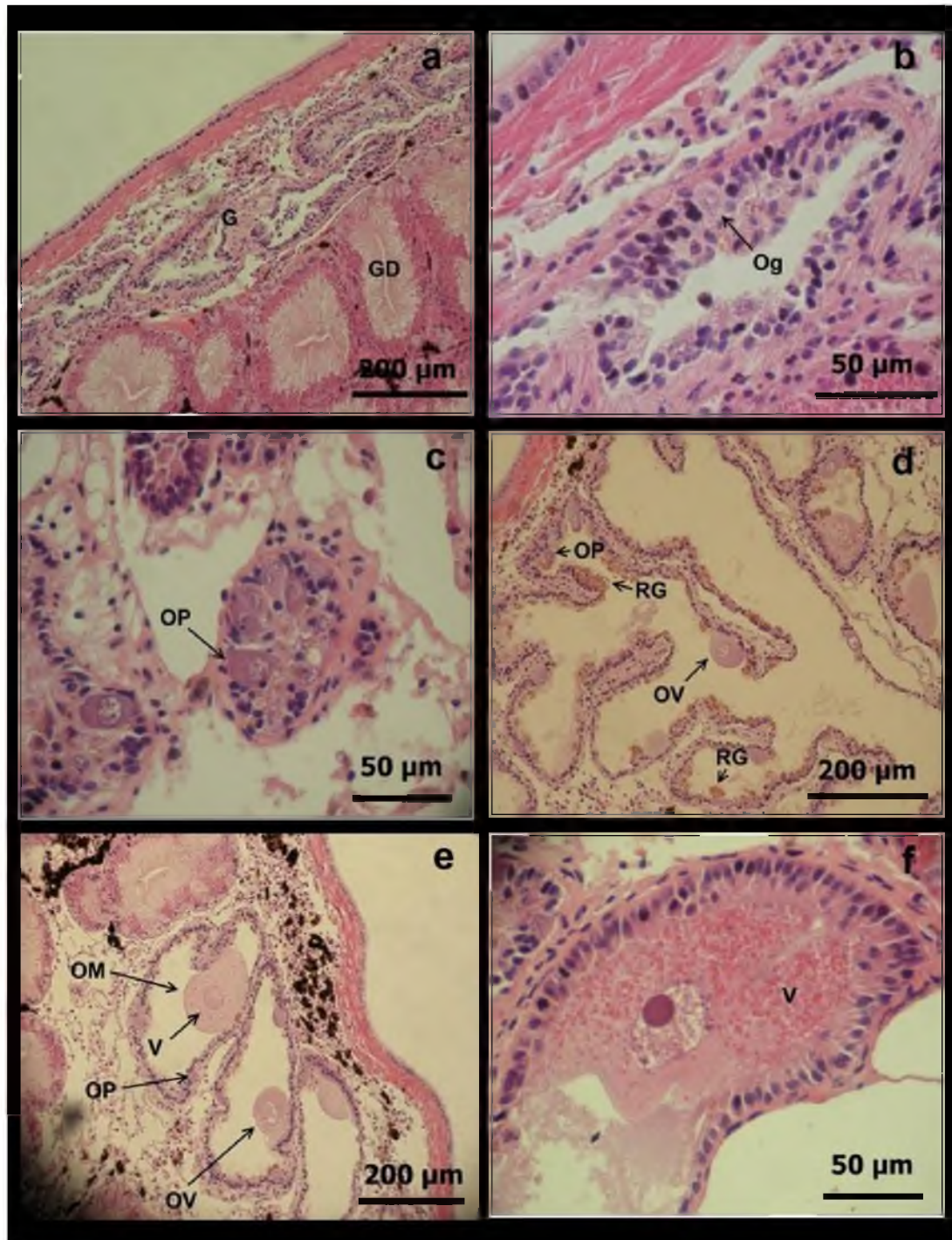


Figura 5.4. Estadios gonadales de las hembras de *Z. dufresnei*. a y b. hembra inmadura; c. de proliferación; d. de proliferación y crecimiento; e. de evacuación; f. detalle de un oocito maduro. G: gónada, GD: glándula digestiva, RG: restos gametogénicos, Og: oogonia, OM: oocito maduro, OP: oocito previtelogénico, OV: oocito vitelogénico, V: vitelo en el citoplasma.

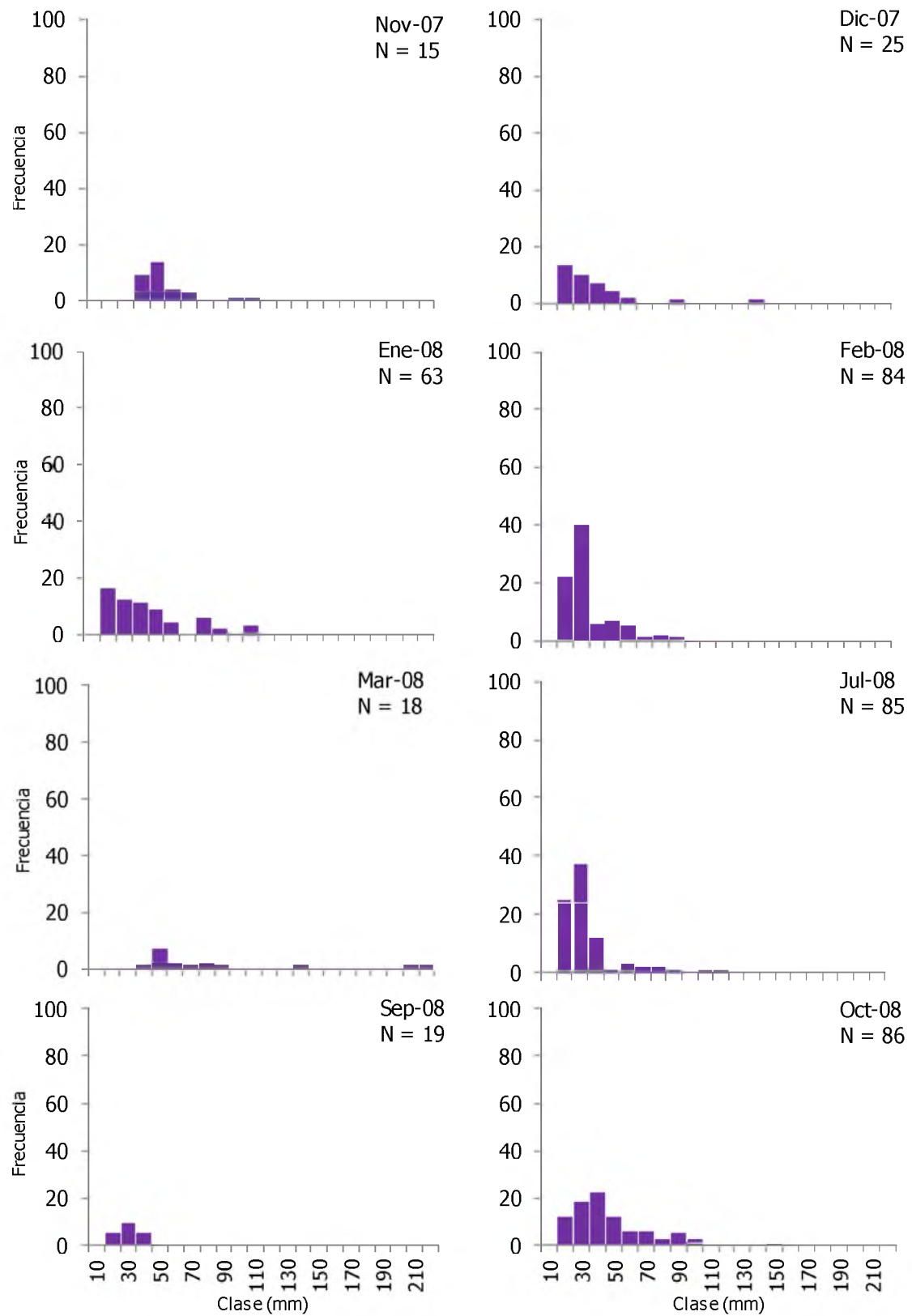


Figura 5.5. Histogramas de frecuencias mensuales del diámetro oocitario (μm) para el período noviembre 2007 - marzo 2010. N: número de oocitos medidos.

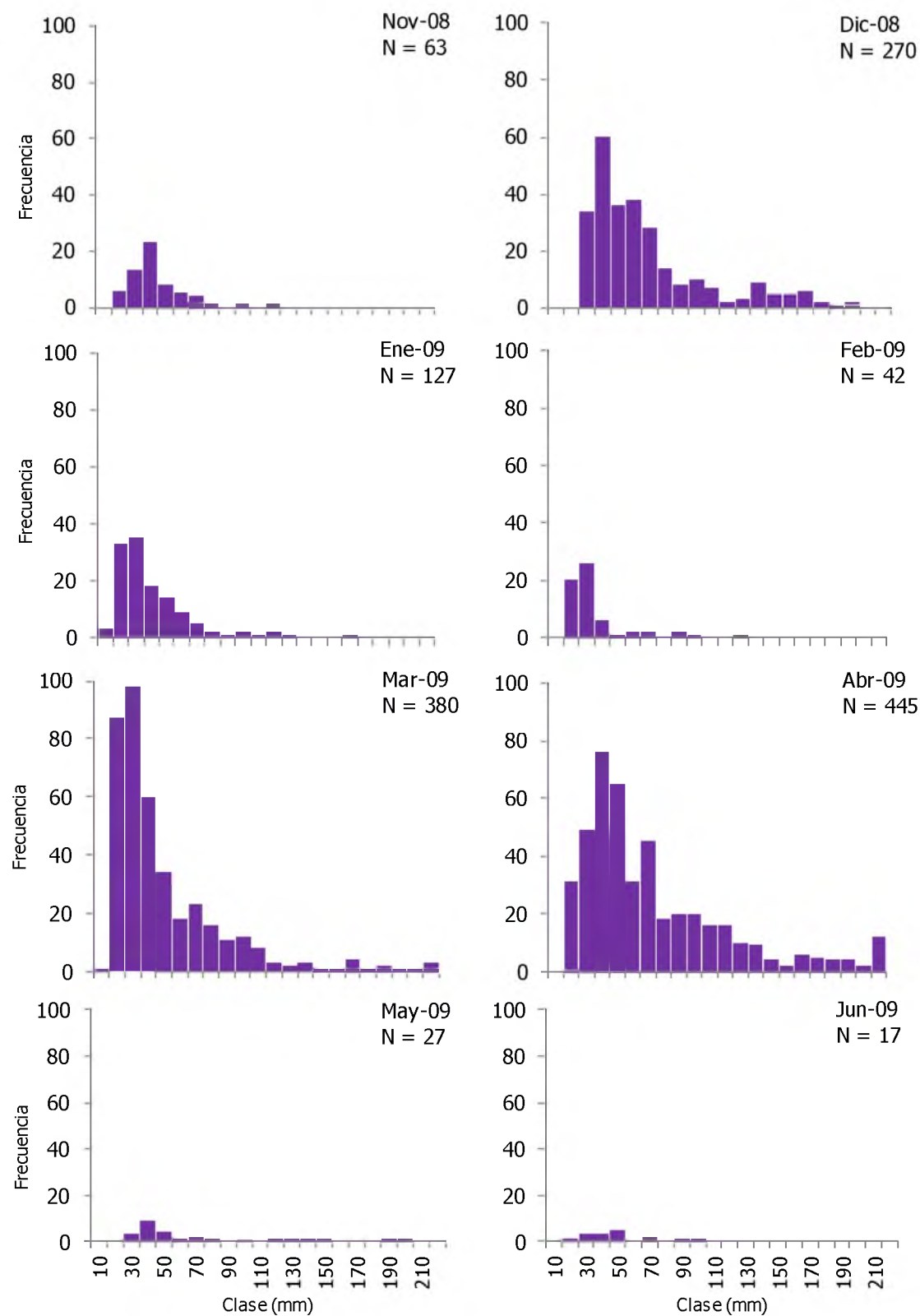


Figura 5.5. Continuación.

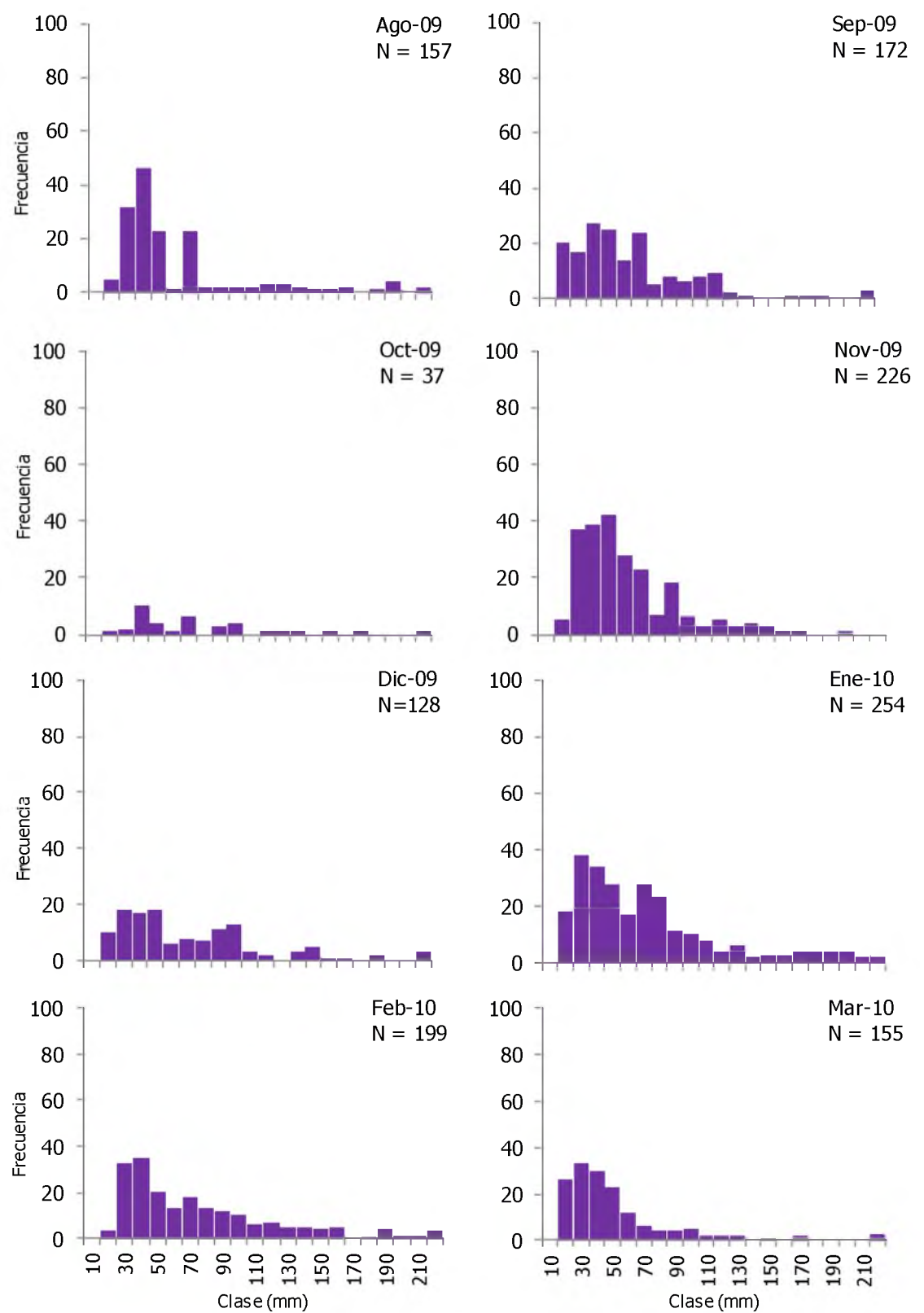


Figura 5.5. Continuación.

Tabla 5. 3. Valores mensuales del rango de tallas oocitarias, talla oocitaria promedio (X) y estadios de desarrollo correspondientes. (DE: desvío estándar; N: número de hembras; n, número de oocitos medidos). P: proliferación, C: crecimiento, E: evacuación, PE: Postevacuación, I: hembra inmadura.

Mes	Talla (µm)	X ± DE	N	n	Estadio
Nov-07	18,75 – 47,5	30,66± 8,45	8	15	P - C - E
Dic-07	13,75 – 88,75	30,65± 16,79	6	25	P - C - E - PE
Ene-08	12,5 - 110	40,95± 24,76	4	63	C - E - PE
Feb-08	15 – 90	29,94± 15,02	9	84	P - C - PE
Mar-08	20 - 112,75	40,04± 27,80	2	18	P - C - E - PE
Jul-08	12,5 – 112,5	31± 18,94	9	85	P - C
Sep-08	15 – 40	26,12± 7,59	8	19	P - PE
Oct-08	15 - 141	42,48± 23,17	5	86	P - C - E - PE
Nov-08	13,75 – 117,5	40,20± 21,16	7	63	P - C - E - PE
Dic-08	12,5 – 187,5	54,03± 39,36	15	270	P - C - E - PE
Ene-09	10 – 162,5	36,19± 27,15	16	127	P - C - E - PE - I
Feb-09	12,5 – 51,25	23,12± 8,47	14	42	P - C - PE - I
Mar-09	10 - 225	45,74± 38,06	17	380	P - C - E - PE
Abr-09	16,25 – 292,5	68,96± 50,70	10	445	P - C - E - PE - I
May-09	23,75 – 197,5	68,10± 49,64	1	27	P - C
Jun-09	18,75 – 93,75	48,6± 22,51	2	17	P - C
Ago-09	18,75 – 218,75	56,72± 44,54	7	157	P - C - E - I
Sept-09	11,25 - 251,25	59,98± 40,75	14	172	P - C - E - PE
Oct-09	20 – 218,75	70,51± 44,95	7	37	P - C - E - PE
Nov-09	17,5 - 200	56,91± 31,50	15	226	P - C - E - PE
Dic-09	12,5 - 300	68,40± 50,81	10	128	P - C - PE
Ene-10	17,5 - 325	68,83± 50,29	10	254	P - C - E - PE
Feb-10	18,75 - 225	70,24± 46,60	11	199	C - E - PE
Mar-10	15 - 256,25	48,01± 38,99	10	155	P - C - E - PE

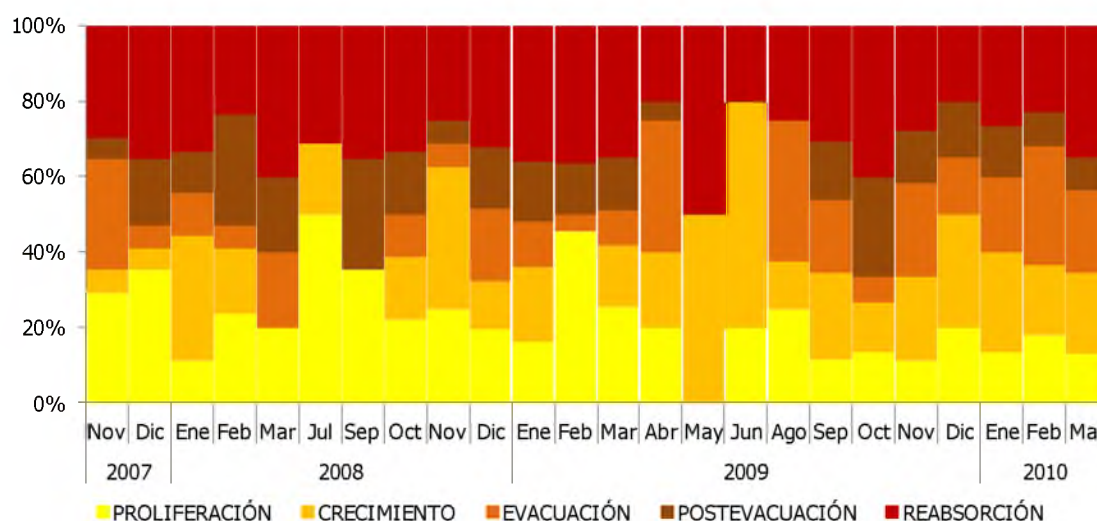


Figura 5.6. Frecuencia mensual de los estadios gonadales observados en las hembras de *Z. dufresnei*.

5.3.1.2. Análisis histológico de los machos

La gónada masculina de *Z. dufresnei* consta de numerosos túbulos espermáticos separados por tejido conectivo. A partir de los cortes histológicos se pudo visualizar que los machos se hallaron activos durante todo el año (**Fig. 5.6**). En el interior de los túbulos espermáticos se pudo observar toda la serie espermática (**Fig. 5.7**). Una vez que alcanzó la madurez, el centro del túbulo espermático se encontró lleno de espermatozoides y en la periferia se vieron espermatogonias, espermatocitos y espermatidas (**Fig. 5.7**). Sólo en los meses de noviembre 2008 y mayo y agosto 2009 no se observó liberación de gametas. En la mayoría de los ejemplares estudiados se visualizaron distintos estadios de desarrollo, es decir se reconocieron túbulos espermáticos en proliferación y otros en evacuación. Entre los túbulos espermáticos se encontraron los túbulos seminíferos o ductos seminíferos (pertenecientes a la vesícula seminal) donde se almacenan los espermatozoides. La presencia de fagocitos a lo largo de todo el año también fue observada en la gónada masculina, tanto en los túbulos espermáticos como en los ductos seminíferos (**Fig. 5.8**); en estos últimos fue frecuente la presencia de gránulos amarronados en el epitelio estando presentes en 23 de los 24 meses analizados (**Fig. 5.6**).

No se observaron individuos machos inmaduros y en el mes de junio de 2009 no se hallaron machos en el muestreo.

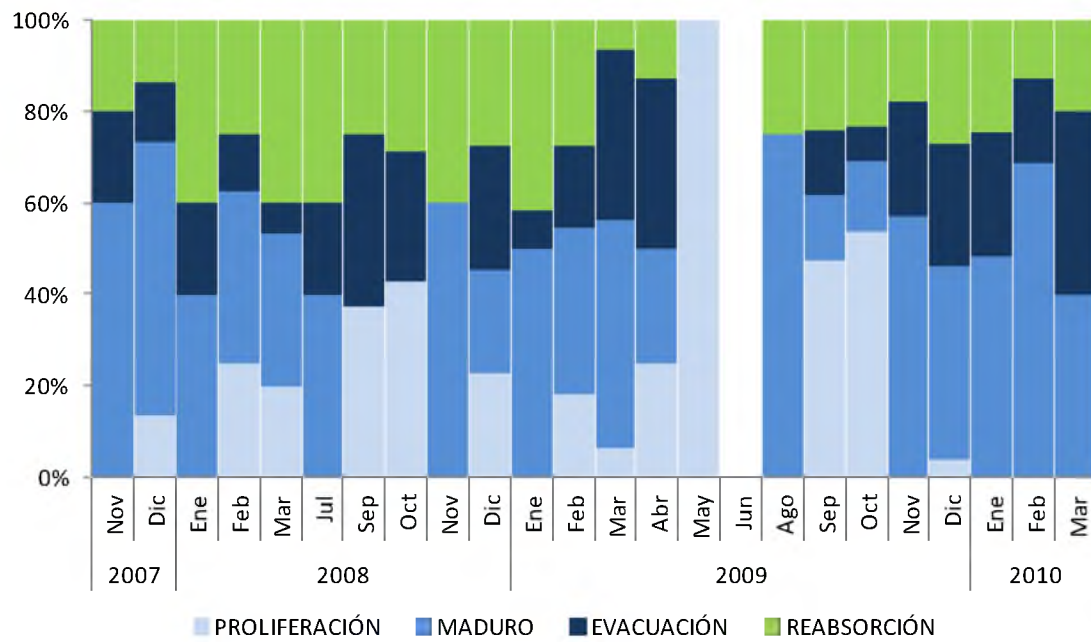


Figura 5.6. Frecuencia mensual de los estadios gonadales observados en los machos de *Z. dufresnei*.

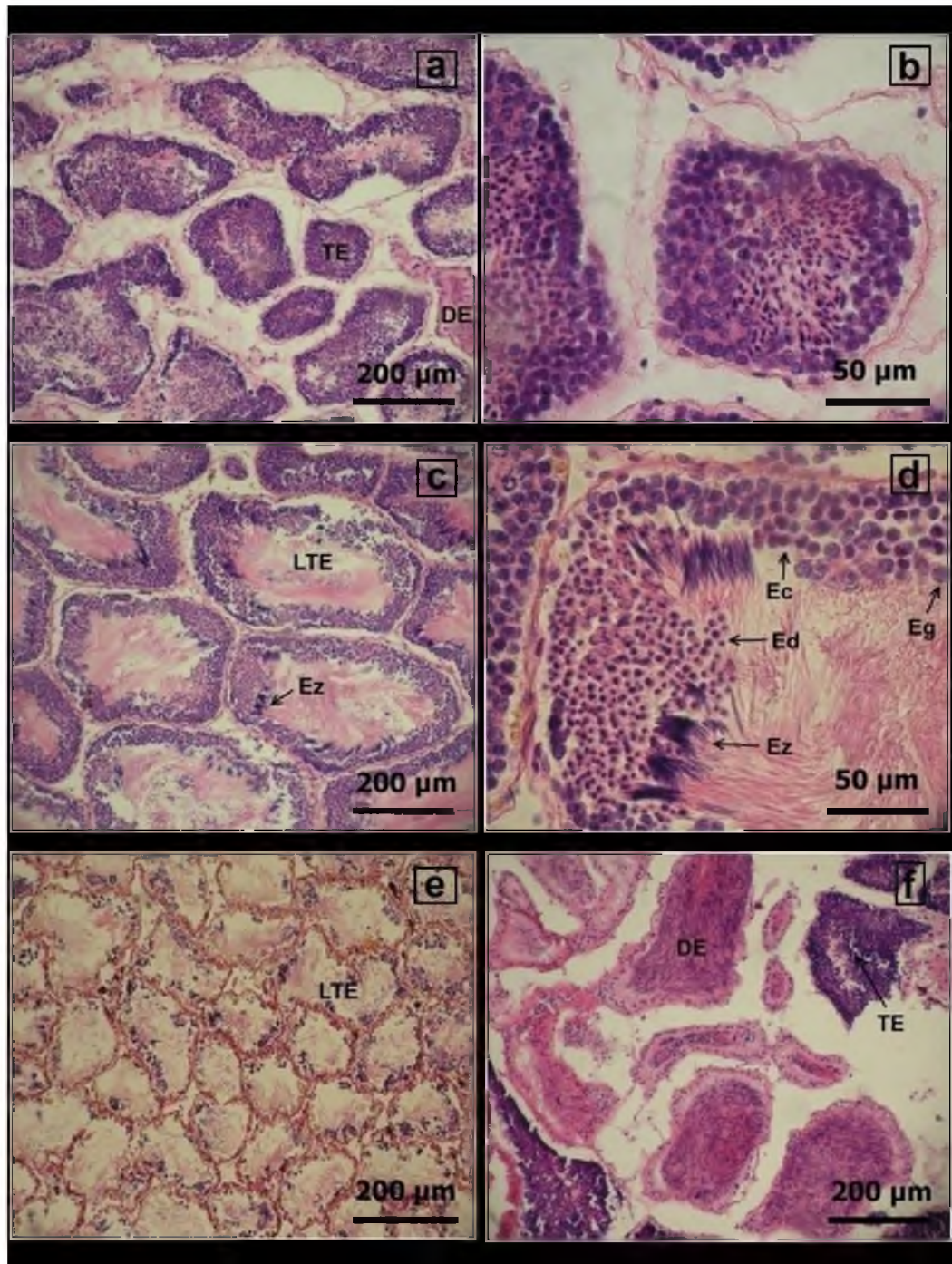


Figura 5.7. Estadios gonadales de machos de *Z. dufresnei*. a. y b. proliferación, c. y d. maduro, e. evacuación, f. ductos espermáticos. Abreviaturas: DE: ductos espermáticos, TE: túbulo espermático, LTE: luz del túbulo espermático, Ez: espermatozoide, Ed: espermátida, Ec: espermatocono, Eg: espermatoogonia.

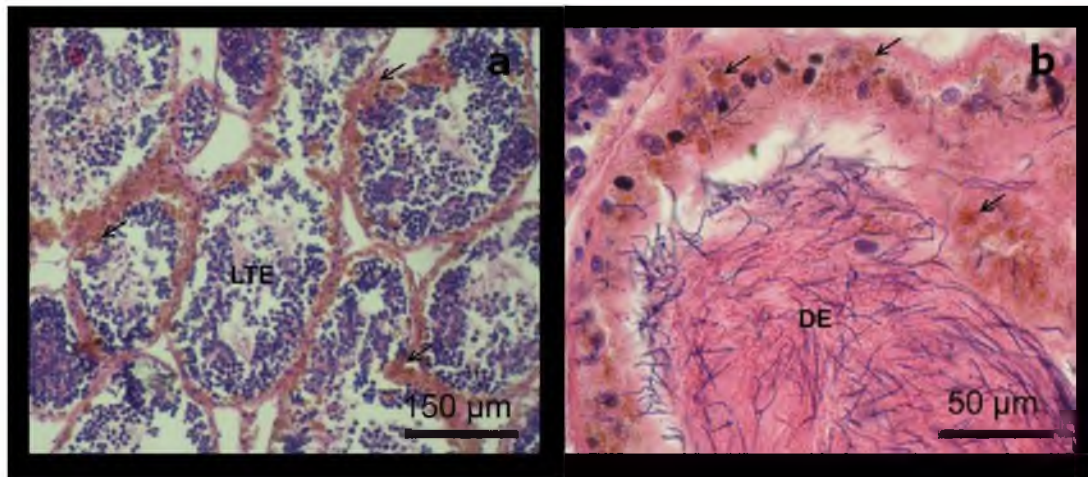


Figura 5.8. Gónada masculina mostrando la presencia de fagocitos y procesos de reabsorción. a. túbulos espermáticos (TE), b. ductos espermáticos (DE). Las flechas indican la presencia de gránulos amarillo-amarronados asociados al fenómeno de reabsorción.

5.3.2. Registro de temperatura del agua

Los valores medios de la temperatura del agua de mar durante el periodo de estudio (2008, 2009 y 2010) se presentan en la **figura 5.9**. Si bien el muestreo biológico sólo se realizó hasta marzo de 2010 se incluyen todos los valores de ese año debido a que fue el que brindó el registro más completo. El patrón de temperatura fue similar en los tres años consecutivos. La temperatura disminuye por debajo de los 10 °C en los meses invernales, con temperaturas de invierno aún menores en 2008, y se observó un claro ascenso en primavera con temperaturas relativamente más altas durante el 2009, alcanzando valores superiores a los 19 °C durante el verano para todo el período de estudio. La discontinuidad de la curva correspondiente al 2008 y 2009 se debe a la falta de registros.

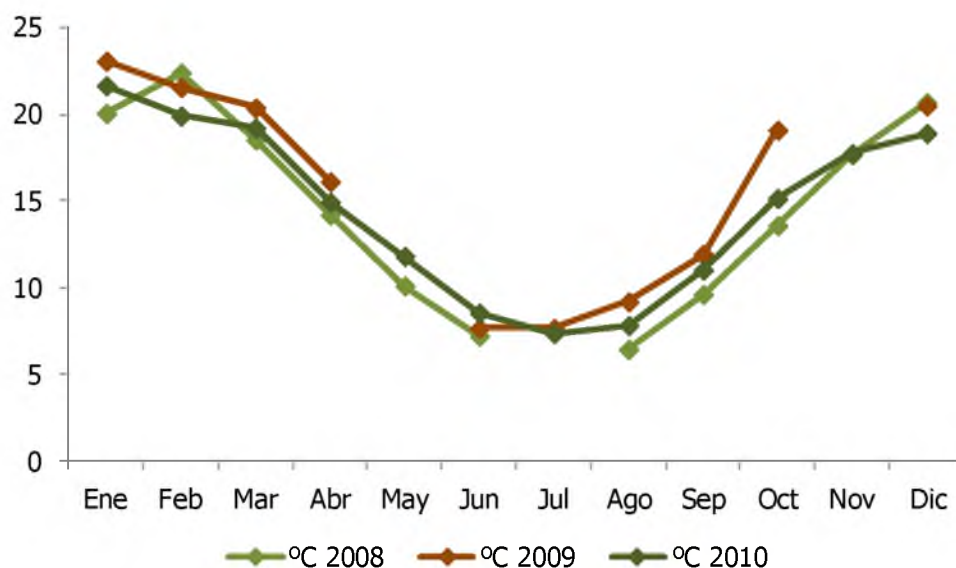


Figura 5.9. Registros de la temperatura promedio del agua de mar durante el período de estudio.

5.3.3 Talla a la madurez de las hembras

La distribución de frecuencias de tallas de hembras maduras e inmaduras se presenta en la **Figura 5.10**. Se observó maduración gonadal a partir del análisis de cortes histológicos encontrándose que la menor talla de una hembra madura (representada por una única observación) fue de 66,67 mm. El porcentaje de hembras maduras aumenta de 78 a 100% entre las tallas de 85 y 105 mm respectivamente (**Fig. 5.11**). La talla mínima de una hembra en oviposición, de un total de 13 hembras observadas con ese comportamiento, fue de 87,85 mm.

Se observó un rango similar de tallas de hembras maduras e inmaduras, lo que derivó en que la regresión logística no se ajustara a los datos de talla-madurez obtenidos para *Z. dufresnei* (**Fig. 5.12**, $\chi^2 = 0,55$, $p = 0,46$). Por lo tanto no pudo estimarse la talla a la cual el 50% de la población se encuentra madura sexualmente (LT50) a partir de este método.

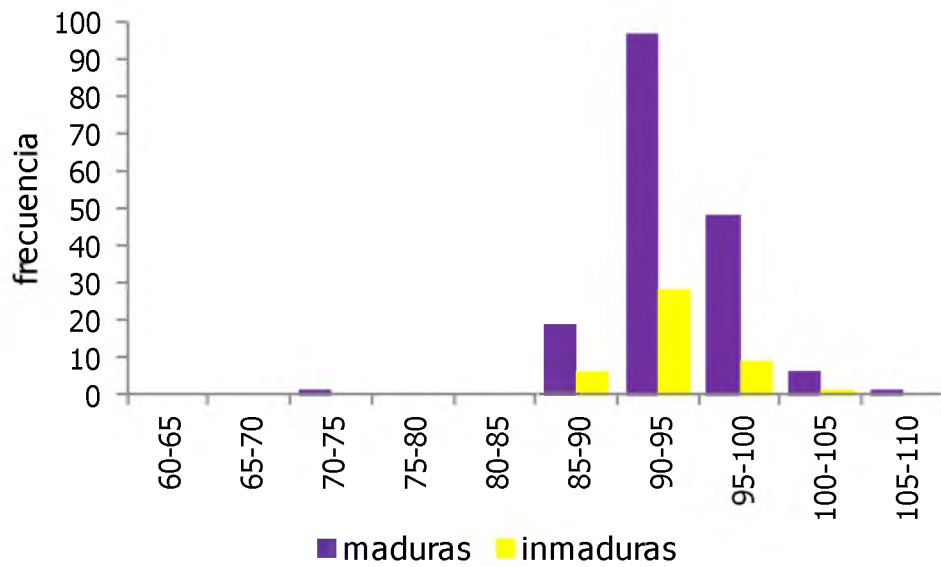


Figura 5.10. Distribución de frecuencias de tallas (LT, mm) para hembras maduras e inmaduras de *Z. dufresnei*.

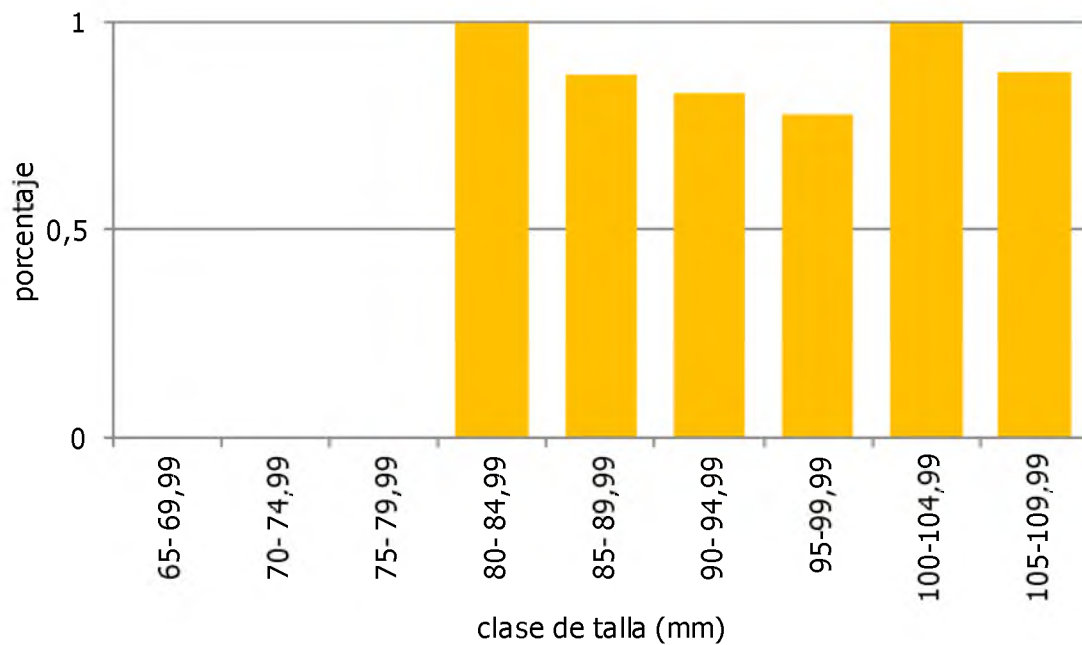


Fig. 5.11. Porcentaje de maduración de la gónada femenina vs. talla de las hembras.

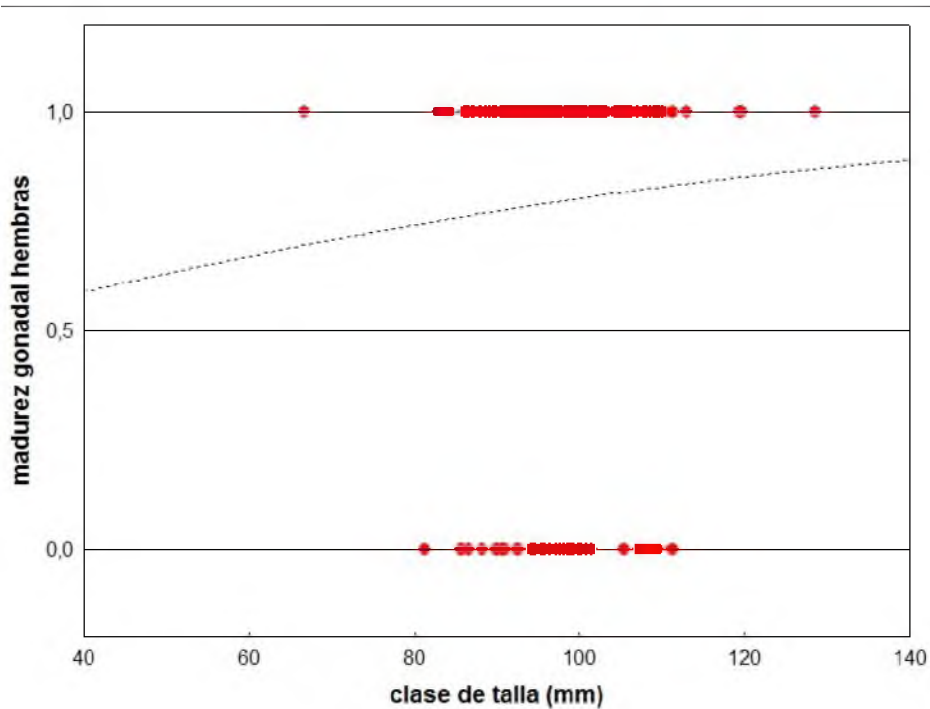


Fig. 5.12. Regresión logística aplicada a los datos de talla-madurez para hembras de *Z. dufresnei* (0= inmadura, 1= madura).

5.3.4. Fecundidad

El experimento llevado a cabo para conocer el número de ovicápsulas que pone una hembra por temporada no pudo concretarse, ya que luego de un mes desaparecieron más de la mitad de las jaulas y las que permanecieron, mostraron signos de haber sido abiertas, lo que se confirmó por la ausencia de los caracoles en su interior. Debido a la gran cantidad de personas que circulan en la bahía durante la temporada de oviposición, este experimento no se volvió a repetir.

5.4. DISCUSIÓN

Zidona dufresnei presentaría dentro de la Bahía San Antonio un extenso período reproductivo desde fines de invierno hasta comienzos de otoño. La gametogénesis fue constante a lo largo del año al igual que para la población submareal de *Z. dufresnei* en la zona bonaerense (Giménez y Penchaszadeh, 2002; 2003; Torroglosa y Giménez, 2010) y la de otros volútidos de la costa argentina como *A. brasiliensis* (Cledón *et al.*, 2005a) y *O. magellanica* (Bigatti *et al.*, 2008). Tanto hembras como machos presentaron durante todo el año actividad gametogénica y madurez gonádica por lo que los individuos de esta población no presentarían una etapa de reposo gonadal. No obstante la diversidad celular observada a lo largo de todo el año en los folículos, no permitió determinar etapas del desarrollo gametogénico dominantes.

La presencia de ovicápsulas recientes en el campo desde fines de agosto hasta abril (**Capítulo 6**) concuerda con las observaciones histológicas que indican que la evacuación ocurre desde agosto hasta abril. Este rango temporal es más extenso que el hallado para la misma especie en aguas bonaerenses, identificado de octubre a marzo (Giménez *et al.*, 2002) como así también para especies afines halladas en aguas patagónicas como *Odontocymbiola magellanica* (julio, septiembre a diciembre, Bigatti *et al.*, 2008), *Adelomelon ancilla* (junio a noviembre, Zabala, 2013)). Posiblemente la característica particular de altas temperaturas del agua de la Bahía San Antonio sea el factor que propicie este extenso período de evacuación.

La talla de los oocitos maduros (alrededor de 170 μm) concordó con lo observado por Giménez y Penchaszadeh (2002) para la misma especie como así también con las tallas observadas en otros volútidos del Mar Argentino (Cledón *et al.*, 2005; Bigatti *et al.*, 2008; Penchaszadeh *et al.*, 2009; Arrighetti y Penchaszadeh, 2010; Zabala, 2013). El bajo número de oocitos maduros listos para ser evacuados y la diversidad celular a lo largo de todo el año sin etapas de desarrollo gametogénico predominante también observado en esta especie, ha sido reportado también en *Voluta musica*, otra especie de volútido pero de aguas caribeñas (Peralta, 2012).

De acuerdo a Giménez y Penchaszadeh (2002), el estado de reabsorción gonadal se caracteriza principalmente por la presencia de cuerpos amarillo-ocres junto con oocitos que no fueron desovados. Según estos autores, la presencia de cuerpos amarillo-ocres

siempre fue registrada después de los períodos de desove. En el caso del presente estudio se observó la presencia de estos fagocitos durante todos los meses estudiados en distinta proporción. La observación constante de células compatibles con fagocitos en todos los meses estudiados y la observación de proliferación tras la evacuación de las gametas podría deberse a que *Z. dufresnei* produce un número mayor de oocitos del que podría proteger dentro de una ovicápsula. Por esto el proceso de fagocitosis de los oocitos remanentes sería crucial para reutilizar la energía en una nueva producción de oogonias destinadas a una nueva cápsula en el mismo período reproductivo. En los volútidos *V. musica* y *A. ancilla* (Peralta, 2012; Zabala, 2013) este fenómeno también fue observado durante todo el año.

En los machos la observación de los diferentes estadios gametogénicos en el mismo individuo concuerda con las observaciones realizadas por Cledón *et al.* (2005a) en *A. brasiliana*, Penchaszadeh *et al.* (2009) en *A. ancilla*, Bigatti *et al.* (2008) en *O. magellanica* como así también por Giménez & Penchaszadeh (2002) en la misma especie pero en aguas bonaerenses. En los túbulos seminíferos de la vesícula seminal de los machos fue frecuente la presencia de gránulos amarronados en las células del epitelio durante todo el año. Este hecho fue también observado en *V. musica* por Peralta (2013), quien propone que las células epiteliales llevarían a cabo el proceso de reabsorción.

El análisis histológico mostró que a partir de 85 mm más del 70% de las hembras se encuentran maduras. No se pudo determinar la talla a la madurez (LT50) por el método de regresión logística ni a partir de la frecuencia de hembras maduras debido a la superposición de los rangos de talla de hembras inmaduras y maduras y a la ausencia de tallas menores a 75 mm en los muestreos. Si se consideran las tallas de las hembras observadas en el campo en el momento de oviposición, éstas midieron en promedio 98,34 mm, talla a la que corresponde una edad de 8 años (**Capítulo 4**). Por lo tanto si ésta se establece como la edad de maduración, si bien es similar a la observada para otros volútidos como *O. magellanica* (8 años para las hembras 7 para los machos) y *A. ancilla* (7 en los machos y 9 en las hembras), es menor que la asignada a la población de *Z. dufresnei* en la zona de Mar del Plata (11 años para ambos sexos). Tratándose de una especie de importancia comercial, en la que la talla a la madurez podría establecerse como la talla de primera captura, esta información

debería tomarse con cautela a la hora de diseñar las medidas de manejo para *Z. dufresnei* de la Bahía San Antonio (**Capítulo 8**).

La fecundidad de las hembras de *Z. dufresnei* no es conocida. Si bien en este estudio se intentó obtener esta información mediante un experimento en ambiente natural, éste no pudo finalmente concretarse. Para la especie *V. musica*, Peralta (2012) reportó una baja fecundidad, tanto por la observación de pocos oocitos maduros en la gónada como de la comprobación, por hembra, de la puesta promedio de 3 ovicápsulas (± 3) al año (bajo condiciones experimentales a campo)

La ausencia de individuos de tallas menores a 65 mm en las muestras colectadas estaría relacionada con el hábito críptico de esta especie. Varios autores como Clench y Turner, 1970; Poppe y Gotto, 1992; Bigatti, 2010; Pereyra *et al.*, 2009; Peralta, 2012, han destacado este hábito en los volútidos. En relación a esto, la falta de muestras en algunos meses de otoño-invierno así como el bajo número de individuos recolectados en esas fechas, no se debió a la falta de muestreo, sino a la imposibilidad de los buzos y/o del pescador de hallar a los caracoles en un sustrato totalmente cubierto por algas durante este período.

Si bien uno de los sitios de recolección de individuos se encuentra en la cercanía del puerto de aguas profundas de San Antonio Este, no se hallaron hembras de *Z. dufresnei* con imposex; fenómeno sí hallado en la zona en hembras de *Buccinanops globulosus* (Narvarte *et al.*, 2008; Avaca, 2012) y en *Prunum martini* (Bigatti *et al.*, 2009) para la misma zona.

Teniendo en cuenta que esta especie tiene importancia comercial dentro de la BSA, y que la época de mayor extracción ocurre desde noviembre a mayo (**Capítulo 8**), solapándose con la temporada de oviposición (agosto- abril, **Capítulo 6**); y que las hembras halladas oviponiendo presentan una talla promedio de 98,34 mm, se podría concluir que los ejemplares que están disponibles para la pesca corresponden a individuos reproductivos.

**6. DESARROLLO INTRACAPSULAR:
DURACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE
ESTADIOS**



6.1. INTRODUCCIÓN

La mayoría de los invertebrados marinos presenta ciclos de vida complejos con diferentes modos de reproducción y de desarrollo (Thorson, 1950). Desde hace tiempo se reconoce que los procesos iniciales que ocurren en las etapas tempranas del ciclo de vida influyen significativamente en la dinámica poblacional de las especies marinas (Thorson, 1950; Bousefield, 1955; Efford, 1970; De Wolf, 1973; Gosselin y Qian, 1997).

Los moluscos, y entre ellos especialmente los gasterópodos, presentan la más amplia gama de variedades y de estrategias reproductivas dentro del Reino Animal. En los gasterópodos se pueden describir tres modos de desarrollo: planctónico, mixto y directo. Tanto el desarrollo mixto como el desarrollo directo se consideran derivados del patrón de desarrollo más primitivo en el que existe una larva planctónica (Pechenik, 1979; Gera, 2009).

La presencia de ovicápsulas es común entre invertebrados marinos, especialmente en los gasterópodos, cuyas variaciones morfológicas dentro de este grupo son extremadamente amplias (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Gallardo, 1979; Leiva *et al.* 1998; Penchaszadeh *et al.*, 1999; Nasution, 2003; Naegel *et al.*, 2004; Bigatti, 2005).

El patrón de desarrollo común en los volútidos es el desarrollo directo, donde todo el proceso de desarrollo y metamorfosis se produce dentro de ovicápsulas (desarrollo encapsulado) (Thorson, 1946; Pechenik, 1979; Perron, 1981), hasta que los caracoles eclosionan a través de un sector de la ovicápsula. El desarrollo intracapsular transcurre durante un periodo que se extiende desde días a meses, dependiendo de los grupos taxonómicos y de las condiciones ambientales durante la incubación (Fretter y Graham, 1962; Spight, 1975; Bigatti, 2005; Bigatti *et al.*, 2010; entre otros).

El proceso de formación de ovicápsulas sigue un patrón general. La fecundación de los oocitos tiene lugar dentro de la hembra. Los huevos son transferidos a las glándulas de la albúmina y de la cápsula. A continuación los embriones son rodeados de secreciones de mucus y de proteínas y encerrados en una ovicápsula. Las ovicápsulas selladas pasan a través de la cavidad del manto antes de ser trasladadas al pie para su depositación en el sustrato adecuado (Federighi, 1931; Fretter y Graham, 1962; Sullivan y Maguel, 1984; Roller y Stickle, 1989; Chung *et al.*, 1993; Chung y Kim, 1997; Saglam y Duzgunes, 2007, Bigatti *et al.*, 2010). En Neogastropoda el pie tiene una

Capítulo 6

glándula especial: la glándula pedal, que recibe la cápsula desde el poro genital, y luego la moldea y la cementa a un sustrato adecuado (Ponder, 1973; Bigatti *et al.*, 2010b).

La ovicápsula es importante para la supervivencia de los embriones debido a que provee protección del estrés ambiental, incluyendo los cambios osmóticos y de temperatura; protege de la exposición a los rayos ultravioletas, y de la desecación (Spight, 1977; Pechenik, 1978, 1982, 1983, 1986; Hawkins y Hutchinson, 1988; Rawlings 1996; Prezelawski *et al.*, 2004; Prezelawski, 2005; Wraith *et al.*, 2006).

Además de su rol de protección y retención, las ovicápsulas también pueden contener material extraembrionario rico en nutrientes, que proporciona una fuente de energía para el desarrollo de los embriones, cuya naturaleza e importancia en el proceso mencionado varía considerablemente entre los gasterópodos. Este tipo de nutrición puede darse en forma de huevos nutricios (oocitos no fertilizados o embriones de desarrollo anormal), de vitelo, de albúmina, o una combinación de las anteriores. La albúmina es la fuente de nutrición común entre los gasterópodos (Fretter y Graham, 1962); se trata de un líquido viscoso que rodea a los embriones dentro de la ovicápsula y frecuentemente es rico en proteínas, hidratos de carbono y/o aminoácidos libres (de Mahieu *et al.*, 1974; Stockmann-Bosbach y Althoff, 1989; Penchaszadeh y Rincón, 1996; Bigatti, 2005).

Las ovicápsulas y las distintas etapas intracapsulares de algunos neogastropodos sudamericanos fueron estudiadas durante los últimos 40 años (Penchaszadeh, 1971a, b, 1988; Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Penchaszadeh y Rincón, 1996; Penchaszadeh y Miloslavich, 2001; Penchaszadeh y Segade, 2009; Bigatti, 2005; Matthews-Cascon *et al.*, 2010). No obstante, con la excepción de los estudios realizados por Penchaszadeh y de Mahieu (1976) que describieron las características morfológicas de las ovicápsulas; y Pereyra *et al.* (2009) que identificó la temporada de ovoposición y clasificó las ovicápsulas, el desarrollo intracapsular de *Zidona dufresnei* ha sido pobremente estudiado y se desconoce la duración del mismo hasta la eclosión en condiciones naturales.

Capítulo 6

Considerando que el conocimiento del desarrollo embrionario es importante para comprender las características ecológicas y de comportamiento de una especie, los objetivos de este capítulo fueron:

- determinar la duración total del desarrollo intracapsular en el campo,
- caracterizar las ovicápsulas,
- describir los distintos estadios intracapsulares y
- analizar la presencia y frecuencia de los diferentes estadios intracapsulares en condiciones naturales en las diferentes estaciones del año.

6.1.1. Terminología, ¿Qué es una larva?

No existe un consenso entre los investigadores sobre la definición de "larva", sobre todo en aquellas especies de desarrollo intracapsular directo. Según Hickman (1999) existen tres tipos de definiciones de larva: la morfológica, la ecológica y la morfogenética.

Con respecto a la primera definición, en un sentido estructural, la larva es un estado o una serie de estados que ocurren entre el inicio de la morfogénesis, que sigue al desarrollo embrionario (clivaje, blástula, gástrula) y la metamorfosis, y que encamina el plan corporal del adulto de la especie.

En un sentido ecológico, la larva es una etapa de vida libre de la historia de vida de un organismo. El organismo en desarrollo es una larva solamente si pasa por una fase pelágica. Desde el punto de vista ecológico se ve a la larva como una fase de dispersión. Bajo esta consideración, si los organismos se desarrollan en masas de huevos u ovicápsulas bentónicas, son todavía embriones aunque posean todas las características de larvas dentro de una membrana protectora.

La tercera definición de larva es estrictamente morfogenética: es la consecuencia premetamórfica de la embriogénesis Tipo I, un tipo de especificación del destino celular, que es fundamentalmente diferente en las larvas de invertebrados hasta la metamorfosis (Davidson, 1991; Davidson *et al.*, 1995).

En este capítulo se adopta la **definición estructural de larva** citada anteriormente debido a que se describen los distintos estadios y sus respectivas características morfológicas, que acontecen durante el desarrollo intracapsular de *Z. dufresnei*. Es así

que se mencionará, por ejemplo, al “velo” de un estadio de vida intracapsular, y por ser la estructura típica de la larva velíger, se justifica mejor la adopción del término “larva”. Considerando que no existe el término velíger en el diccionario de la RAE, este será utilizado a lo largo de la presente tesis de la siguiente manera: velíger (asumiéndola como una palabra grave).

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Duración del desarrollo intracapsular en el ambiente natural

El presente estudio se llevó a cabo en El Arbolito de Salas dentro de la BSA, en una zona de frecuente uso antrópico, accesible a pescadores, recreacionistas y turistas. Se recolectaron ovicápsulas entre los 0,5 y los 3,0 m de profundidad durante el momento de la estoa de bajamar. Las ovicápsulas (N = 61) fueron fijadas por su sustrato a una baldosa de cemento (de 25 x 25 cm) la cual permaneció siempre bajo el mar a una profundidad entre 2 y 10 m dependiendo de la marea (**Fig. 6.1**). Diariamente o cada dos días, según las condiciones climáticas, la baldosa fue retirada mediante buceo en marea baja, con el objetivo de realizar, *in situ*, las observaciones macroscópicas. Para cada ovicápsula, en estado avanzado de desarrollo, se contabilizó el número de larvas velíger presentes.

Durante el año 2008 tanto ovicápsulas en estadios E0 como E1 de acuerdo a las categorías de Pereyra *et al.*, 2009 (**Tabla 6.1.**) fueron recolectadas para el estudio, pero en el año 2009 sólo se recolectaron ovicápsulas E0 (19 ovicápsulas). En el 2008 se usaron dos placas separadas una de otra por una distancia de dos (2) metros, en las que se cementaron 25 y 17 ovicápsulas respectivamente.

Se tomaron datos de temperatura durante el periodo de estudio (**Capítulo 5**).

6.2.2. Descripción del desarrollo intracapsular

Se recolectaron ovicápsulas en distinto estadio de desarrollo de *Z. dufresnei* en diferentes sitios (AS, BC) dentro de la BSA durante los meses de diciembre a marzo de 2008 y 2009, tanto en el submareal como en intermareal. Fueron transportadas al

Capítulo 6

laboratorio donde fueron mantenidas en acuarios con agua mar filtrada (1 μm), aireación constante y 12 horas de luz, hasta su observación.

Se registraron las medidas de cada ovicápsula (diámetro mayor, menor y altura) mediante calibre digital (de 0,01 mm de precisión). Se identificó el sustrato sobre el que se hallaba presente cada ovicápsula. A fin de comprobar si la ovicápsula de *Z. dufrenei* contiene calcio en la composición de su estructura exterior, se realizó la prueba de Ácido clorhídrico (HCl), i.e., conociendo que se libera dióxido de Carbono (CO_2) durante la reacción: $2\text{HCl} + 2 \text{CaCO}_3 = 2\text{CLCa} + \text{H}_2\text{O}$, se colocaron unas gotas de HCl puro directamente sobre la ovicápsula.

Para el estudio del desarrollo intracapsular se contaron, observaron y midieron los embriones y larvas presentes en cada cápsula. Cada ovicápsula fue abierta desde su base con la finalidad de liberar todo el contenido del material nutritivo o la totalidad de los embriones y/o larvas sobre una cápsula de Petri. En la observación de las distintas etapas del desarrollo intracapsular se empleó un microscopio (Nikon Eclipse E200) o microscopio estereoscópico (Nikon SMZ 800) según el estadio hallado en su interior. Se observaron los principales rasgos anatómicos de los estadios hallados, los que fueron fotografiados con cámara digital Nikon Coolpix de 12.1 megapíxeles y se midió la talla con un calibre digital de 0,01 mm de precisión. Para analizar las características de la protoconcha y teleoconcha de los juveniles eclosionados dos ejemplares fueron analizados y fotografiados bajo microscopio electrónico de barrido (MEB).

6.2.3. Observación de estadios ovicapsulares en el campo

Se registró la presencia de distintos estadios ovicapsulares en el campo mediante salidas mensuales y siguiendo la clasificación de Pereyra *et al.* (2009) (**Tabla 6.2**). Se realizaron transectas de 100m mediante buceo autónomo en las cuales se contó el número de ovicápsulas presentes de cada estadio. Las observaciones fueron anotadas en una planilla acrílica. En aquellos sectores de la bahía en que las ovicápsulas quedaron a la intemperie en el intermareal (AS, BC) se realizaron transectas de igual longitud que en el submareal somero.

Tabla 6.1. Descripción de los diferentes estadios ovicapsulares durante el desarrollo intracapsular (tomados y adaptados de Pereyra *et al.*, 2009).

ESTADIO	DESCRIPCIÓN
E0- E1	Ovicápsula reciente con pared blanda y blanca, con y sin la hembra aún presente, respectivamente
E2	Pared de la ovicápsula endurecida y con faltantes del material nutritivo en algunos sectores de la misma
E3	Pared totalmente transparente, se observan las larvas en su interior
E4	Presencia de una ventana de eclosión con o sin los juveniles en su interior

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Duración del desarrollo intracapsular en el ambiente natural

Durante el año 2008 de las 41 ovicápsulas monitoreadas, sólo cinco eclosionaron (14,3%, 16 juveniles) en un tiempo promedio de 33,8 días (DE = 3,9). Un alto porcentaje (69,1%, n = 29) se perdió por depredación y el 16, 7% (n = 7) por desprendimiento de la ovicápsula de su sustrato, 18 (62,1%) correspondió al estadio E1, 6 (20,7%) al E2 y 5 (17,2%) al E3. El 16,7% de las ovicápsulas se perdieron por desprendimiento total de la ovicápsula de su sustrato original (**Fig. 6.1c**). El número de larvas/juveniles observado en cada ovicápsula varió entre 1 y 5 (promedio = 2,9; DE = 0,9).



Figura 6.1. Placa de concreto utilizada para el seguimiento del desarrollo en ambiente natural. Se identifican: a. estadio de velíger; b. ovicápsula depredada; c. ovicápsula perdida.

Durante el año 2009, de las 19 ovicápsulas monitoreadas, sólo 3 llegaron al estadio de eclosión (15,8%, 8 juveniles) luego de un promedio de 35,3 días (DE = 3,5). Las cápsulas perdidas (ovicápsulas desprendidas de su sustrato o los sustratos con sus respectivas ovicápsulas) alcanzaron el 36,8%. El 47,4% de las ovicápsulas fue depredado, el 55,5% de las mismas correspondió al estadio avanzado de desarrollo intracapsular (E3) y el 44,5% a estadios tempranos (E1). Se observaron entre 2 y 3 larvas/juveniles por ovicápsula (promedio = 2,64; DE = 0,5) durante el estadio de ovicápsula E3 que permite ver con claridad el interior de la misma.

Los primeros estadios del desarrollo fueron breves: en 13-16 días se llegó al estadio de velíger enrollada y en tres días más al de juvenil pre-eclosión. El número promedio de días desde que se hizo evidente la ventana de eclosión hasta la eclosión fue de 4,6 días (rango = 2-9 días; DE = 2,37; N = 6 ovicápsulas). El desarrollo intracapsular

Capítulo 6

dentro de cada ovicápsula fue sincrónico pero se observaron diferencias en el tamaño en los estadios de velíger temprana. No hubo diferencias significativas en el tiempo transcurrido en completar el desarrollo intracapsular entre los años estudiados, no obstante, sí se hallaron diferencias significativas en el tiempo en arribar al estadio E3 desde E2 ($t_7 = 2,82$; $p < 0,05$) y en arribar a la velíger enrollada ($t_{13} = 4,84$; $p < 0,001$).

En aquellas ovicápsulas que llegaron a la eclosión sus juveniles no eclosionaron todos a la vez, es decir, la eclosión no fue siempre en forma simultánea en cada ovicápsula (estadios intermedios y detalles en **Tabla 6.2**).

Durante el 2008 la temperatura promedio del agua de mar varió entre 20,09 °C en enero a 18,56 °C en marzo, en el 2009 entre 23,10 °C en enero y 20,40 °C en marzo. En enero del 2009 se registró el récord de máxima temperatura del agua de todo el estudio (26,50 °C).

Tabla 6.2. Duración promedio (\pm DE; en días) de los estadios ovicapsulares observados durante el desarrollo de *Z. dufresnei* en las placas de concreto utilizadas en los años 2008 y 2009.

ESTADIOS	2008	2009
E0-E2	14,00 \pm 5,66 (N = 2)	12,20 \pm 1,64 (N = 5)
E2-E3	2,57 \pm 0,53 (N = 7)	2,00 \pm 0,0 (N = 6)
E3-E4	23,16 \pm 3,82 (N = 4)	23,33 \pm 3,51 (N = 3)
E0-E4	Nd	35,33 \pm 3,51 (N = 3)
A VE	12,62 \pm 1,76 (N = 13)	16,00 \pm 1,41(N = 8)
De VE a J	3,00 \pm 1,76 (N = 7)	3,67 \pm 0,82 (N = 6)

VE: estadio de velíger enrollada, J: juvenil listo para eclosionar, N: número de embriones o larvas por ovicápsula.

Se observó un gran número de ovicápsulas rotas y depredadas, en una proporción mayor en la placa de experimentación que en las observaciones en el campo (**Fig. 6.2**). Se identificaron depredadores potenciales de las ovicápsulas (por ejemplo, aquellas especies observadas en contacto directo con la pared ovicapsular). Varios individuos del quitón *Chaetopleura isabellei* y del caracol *Tegula patagonica* fueron observados sobre las placas de estudio durante todo el experimento, y en ocasiones sobre el sustrato de la ovicápsula.

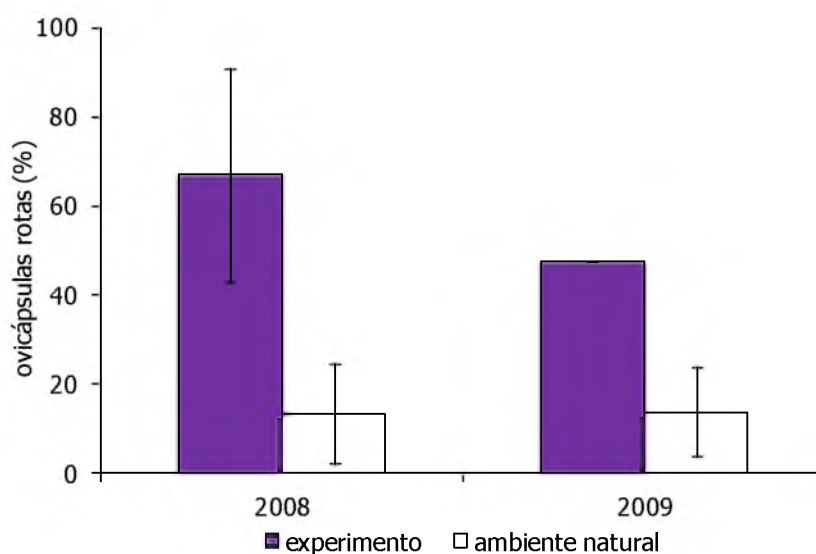


Figura 6.2. Comparación entre el número de ovicápsulas rotas e intactas (en porcentaje) entre la placa de experimentación y observaciones en condiciones naturales. Las barras representan el desvío estándar.

6.3.2. Descripción de las ovicápsulas

Los individuos de *Z. dufresnei* en la BSA pasan la mayor parte del tiempo enterrados, y las hembras se desentierran al momento de la oviposición. Las ovicápsulas son adheridas sobre un sustrato duro que puede ser un canto rodado o restos de conchas de otros moluscos, generalmente bivalvos. Las hembras engloban al sustrato con su pie. Luego la ovicápsula laxa sale por el poro genital y es conducida por el pie hasta la parte anterior del mismo. En dicho sector se halla la glándula pedal, que es la encargada de fijar la ovicápsula al sustrato. Una vez cementada toma una forma lenticular, convexa y se solidifica (**Fig. 6.3**).

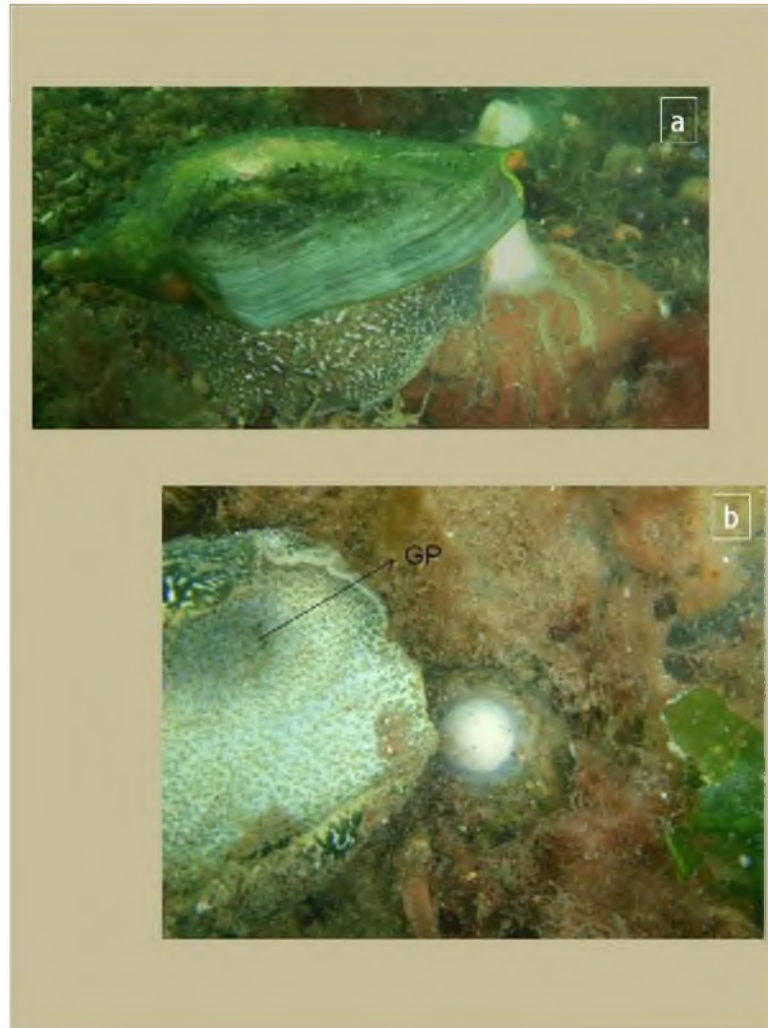


Figura 6.3. a. Hembra en el momento de la oviposición b. Detalle de la glándula pedal (GP) en la porción anteroventral del pie. Escala: 1 cm.

A partir del análisis de las ovicápsulas colectadas, fue posible caracterizar las principales etapas y estadios del desarrollo intracapsular de *Z. dufresnei*. Sobre las 78 ovicápsulas medidas se encontró que el diámetro mayor fluctuó entre 14,52 y 23,72 mm, el menor entre 13,32 y 21,54 mm y la altura entre 7,35 y 11,71 mm (**Tabla 6.3**). La superficie convexa de la ovicápsula es lisa, sin esculturas ni capa externa calcárea (prueba de HCl negativa).

La mediana del número de individuos (incluyendo huevos sin segmentar, embriones y/o larvas) hallados en su interior fue de 2. No se hallaron huevos nutricios como material nutritivo.

Capítulo 6

El 91,03% de la ovicápsulas se halló sobre cantos rodados, el 3,85% sobre valvas de bivalvos y el 5,13 % sobre tejas que colocan los pescadores para la pesca de pulpito (**Fig. 6.4**). En 18 ovicápsulas no se hallaron embriones en su interior, muchas de ellas tenían un aspecto amarronado y se encontraron ciliados, nematodos y copépodos (harpactioideos) en el interior. La zona de eclosión (identificada desde los primeros estadios capsulares) siempre se localizó en una zona lateral de la cápsula (**Fig. 6.4f**).

Tabla 6.3. Estadística descriptiva de las medidas (mm) de las ovicápsulas.

D_{mayor}: diámetro mayor, D_{menor}: diámetro menor, N: número total de observaciones.

Variable	N	Media	D.E.	Mín	Máx
D _{mayor}	78	18,63	2,12	14,52	23,72
D _{menor}	78	16,6	1,76	13,32	21,54
Altura	77	9,53	0,91	7,35	11,71
Número medio de embriones/larvas	78	2,06	1,41	0	6

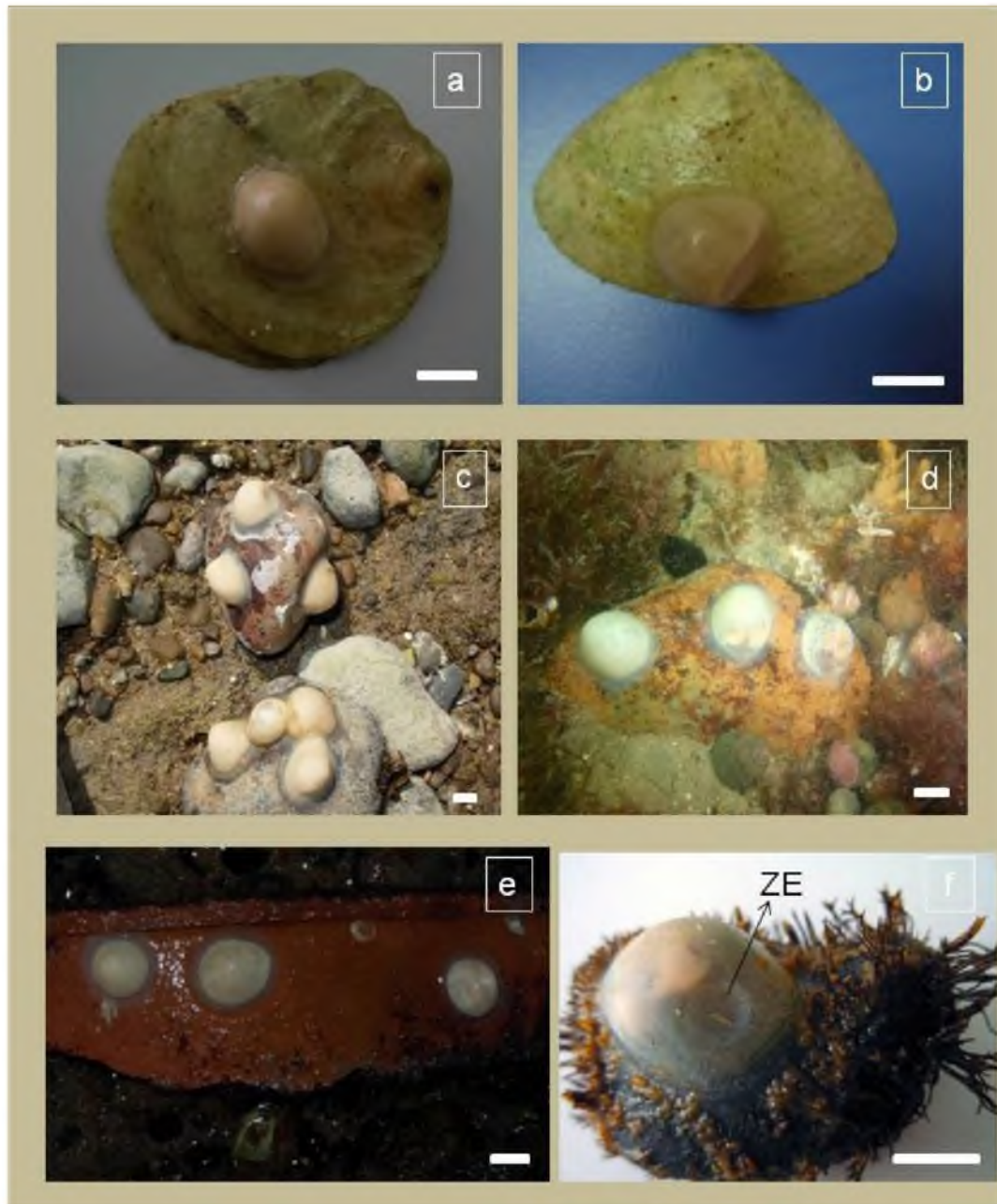


Figura 6.4. Diferentes sustratos utilizados por las hembras para cementar las ovicápsulas. a. y b. valvas de bivalvos; c. y d. cantos rodados; e. teja; f. canto rodado. En esta última ovicápsula se puede observar la zona de eclosión (ZE). Escala: 1 cm.

6.3.3. Estadios del desarrollo intracapsular

En el interior de las ovicápsulas se observaron los siguientes estadios: huevo sin segmentar, huevo de 2 a 16 células, mórula, blástula, gástrula, larva trocófora, larva velíger, velíger con enrollamiento, veliconcha, juvenil pre-eclosión, juvenil eclosionado. La **figura 6.5** muestra el tiempo requerido para alcanzar cada estadio intracapsular. Las mayores tallas de crecimiento se observaron al pasar de los estadios de trocófora a velíger. Entre los estadios de pre-eclosión y eclosión no se observaron grandes diferencias de tamaño (**Fig. 6.6**). El tamaño promedio como así también el desvío estándar de los estadios analizados se muestra en la misma figura.

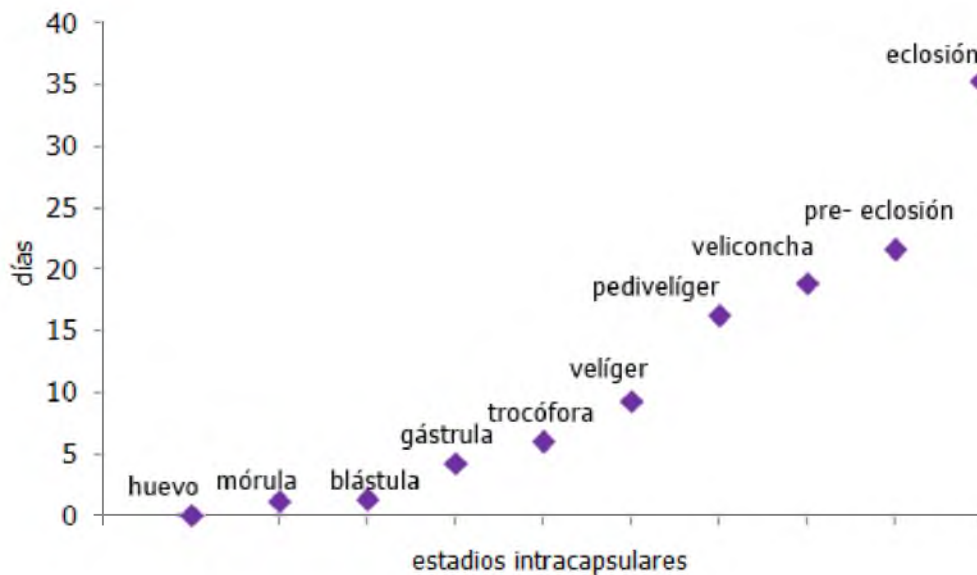


Figura 6.5. Tiempo (en días) requerido por los distintos estadios intracapsulares de *Z. dufresnei* hasta la eclosión.

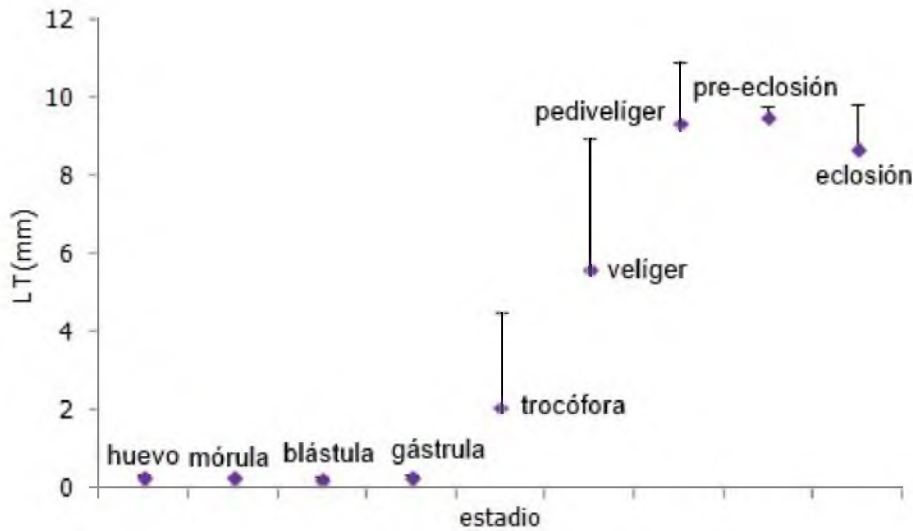


Figura 6.6. Talla embrionaria promedio (\pm DE) por estadio intracapsular.

Huevo sin segmentar: Huevo telolecítico, esférico. Se visualiza gran cantidad de gránulos de vitelo que ocupan la totalidad del volumen celular. El diámetro promedio del huevo sin segmentar fue de 0,26 mm (**Figs. 6.4 y 6.5**). Se registraron entre 1 y 6 huevos por ovicápsula. Se logró observar la típica división holoblástica en espiral (**Fig. 6.7b a f**). Se identificó un breve estadio de mórula seguido por el de blástula (**Fig. 6.7b**) y gástrula (**Fig. 7.5c**) (**Fig. 6.8**).

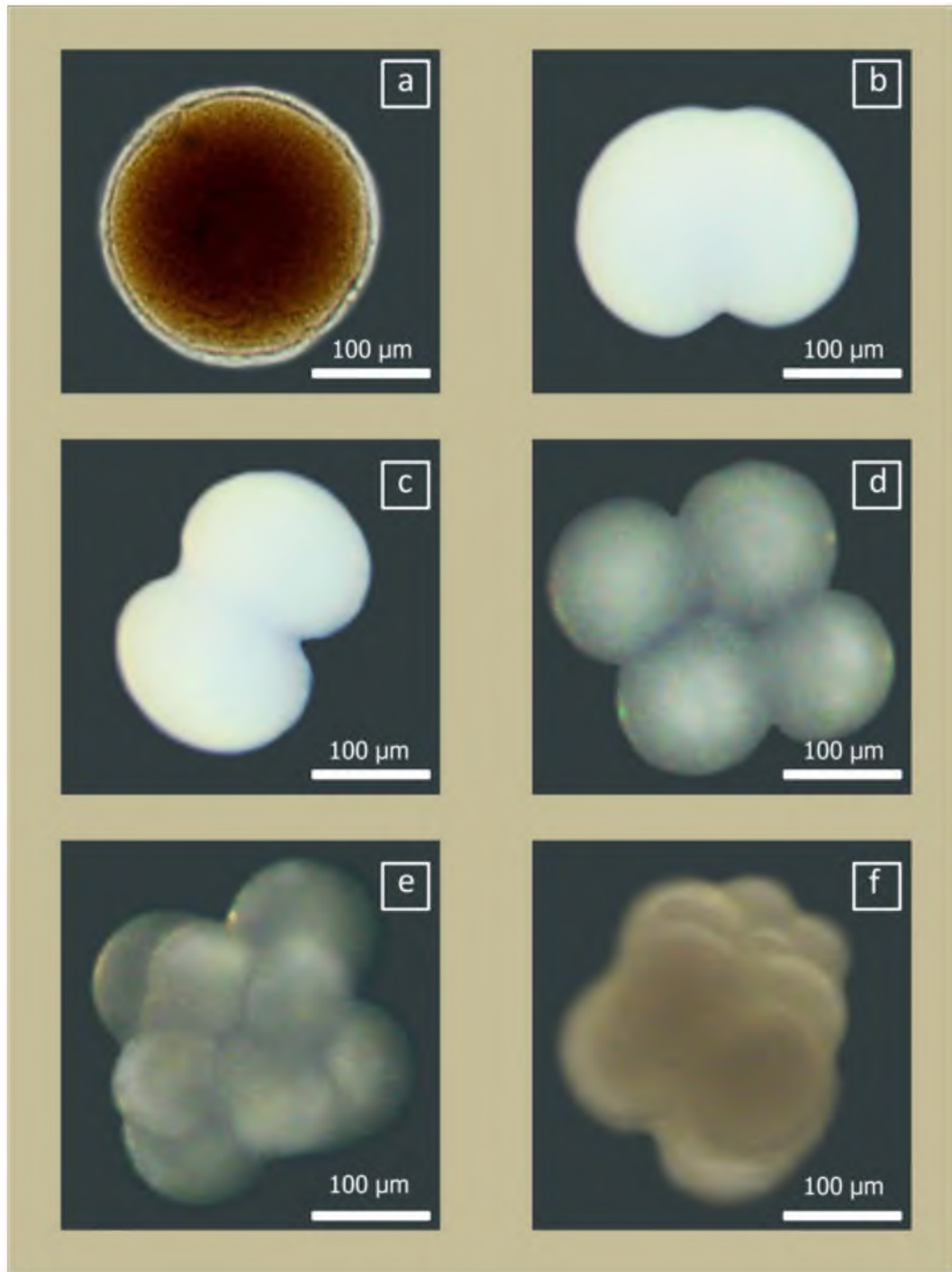


Figura 6.7. Primeros estadios. a. huevo sin segmentar; b. y c .- dos células; d. cuatro células; e. ocho células; f. 16 células.

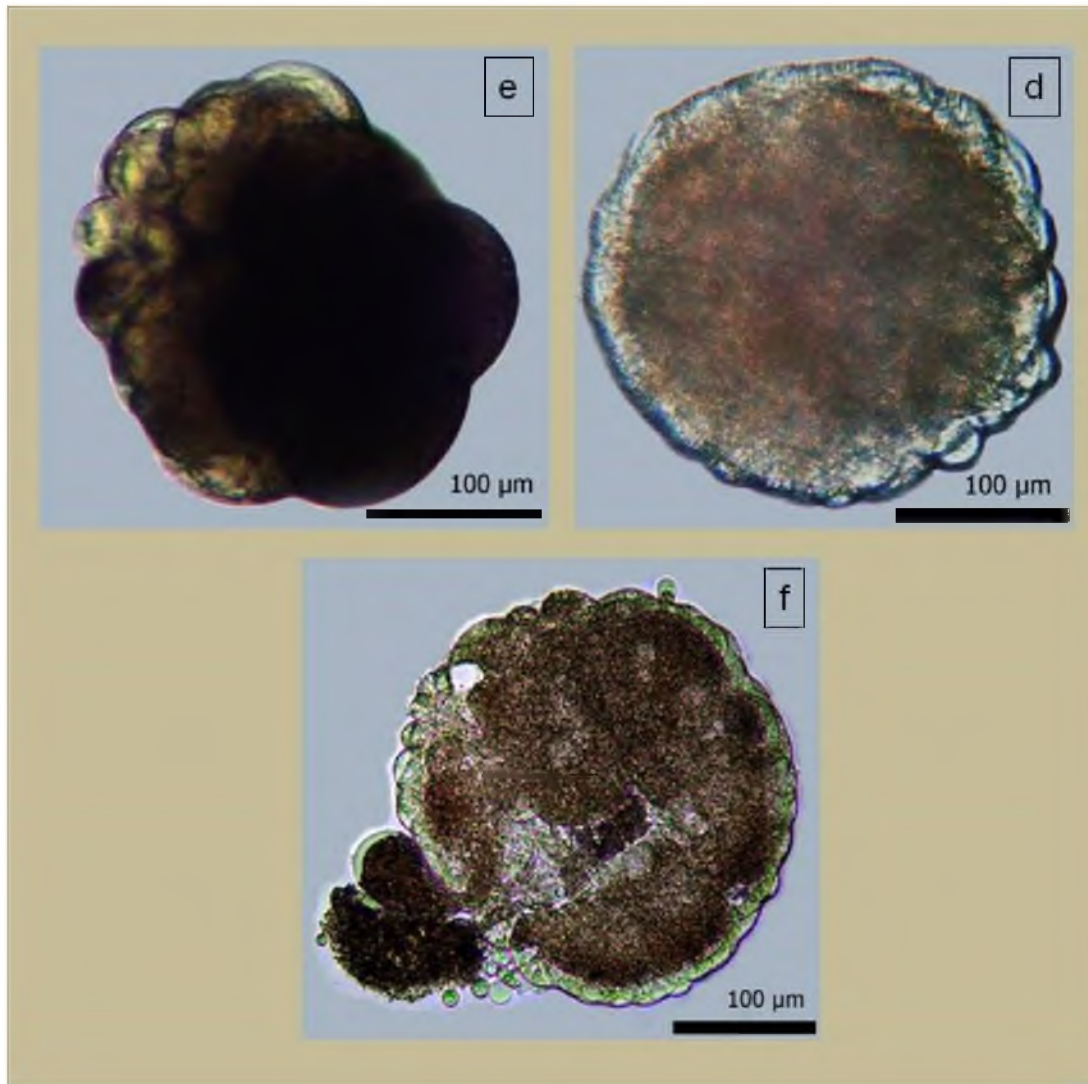


Figura 6.8. Estadios de: a. mórula; b. blástula;c. gástrula.

Trocófora: presenta la típica forma oval, con la superficie lateral ciliada, en la zona ecuatorial presenta un penacho de cilios de mayor longitud. El largo total promedio fue de 0,27 mm (**Fig. 6.6**) y el ancho total de $0,3 \pm 0,14$ mm. El sistema digestivo primitivo se observa en el centro de la larva, en forma de C invertida. Esta larva se desplaza por el interior de la ovicápsula impulsada por el movimiento ciliar del velo conforme va consumiendo el material nutritivo que hay en el interior cápsula. (**Fig. 6.9**)

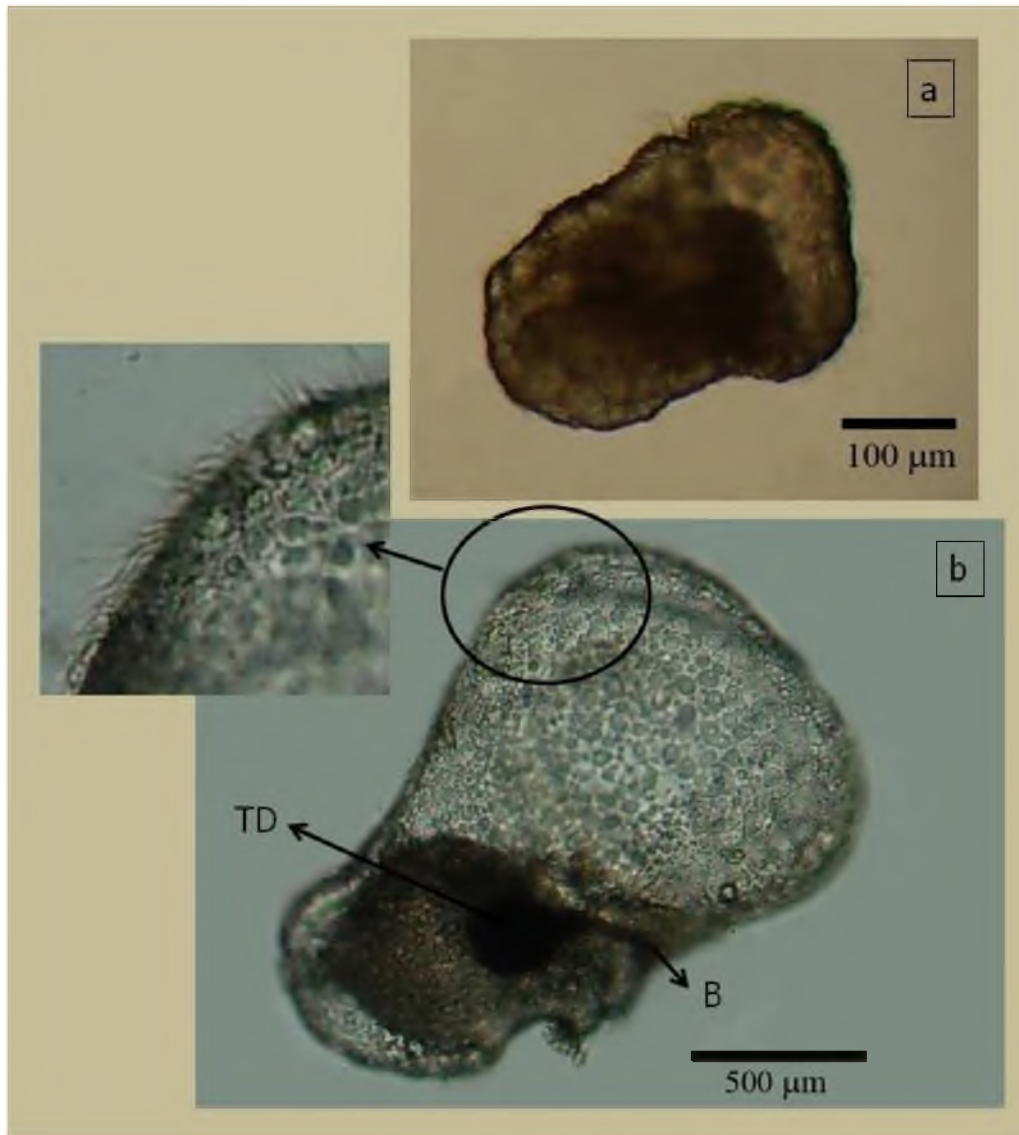


Figura 6.9. Trocófora: a. inicial; b. trocófora avanzada, nótese los cilios de la zona lateral en la ampliación. B: boca, TD: sistema digestivo.

Velíger: esta larva pasa por varios estadios. En el primero (velíger temprana o velíger I) presenta un velo de gran tamaño en relación al tamaño del resto del cuerpo ($1,59 \pm 0,77$ mm). El velo es bilobulado, ciliado y presenta un surco central a modo de canal que dirige el alimento hacia la boca. Desde la boca el alimento es conducido por el tubo digestivo hacia el saco gástrico donde se acumulan reservas nutritivas. Se encuentran presentes los riñones larvales laterales. Se observa una estructura pulsátil en el lado derecho del pie en su base (**Fig. 6.10 a y b**). En este estadio la larva

Capítulo 6

continúa desplazándose en el interior de la ovicápsula, a través de los movimientos del velo.

Conforme avanza el desarrollo intracapsular el velo se pliega sobre si mismo aumentando así su superficie. El saco alimenticio crece duplicando el tamaño de la larva y quedando protegido por una cubierta coriácea; el gran tamaño del saco alimenticio hace que la larva no pueda desplazarse dentro de la ovicápsula (velíger II) (**Fig. 6.10c**). El pie se encuentra totalmente desarrollado, es de color blanco y se extiende desde la abertura de la protoconcha por debajo del velo. No se observa un opérculo en el pie. Se transforma así en pedivelíger (o velíger III). En este momento el saco digestivo sufre un enrollamiento y queda formado por dos "lóbulos", uno superior (saco alimenticio) y otro inferior que se continuará con la vuelta del cuerpo donde se encuentra la abertura de la protoconcha. En este estadio se hace evidente el corazón bicamerado (**Fig. 6.10d**), como así también la branquia o ctenidio. El manto blanco se observa en el borde de la abertura de la protoconcha. El velo se reduce aun más tornándose sus bordes coráceos. Al final del enrollamiento se hace evidente la calcificación de la protoconcha (**Fig. 6.10e**) que continuará en el siguiente estadio.

En la última etapa la velíger toma la forma de un caracol (veliconcha o velíger IV), el saco alimenticio se reduce y en la protoconcha se hace evidente el canal sifonal. El pie de coloración blanquecina es de mayor tamaño (**Fig. 6.10f**). El velo se encuentra muy reducido. Se observaron en este estadio la aparición de los tentáculos y el sifón.

Sólo en aquellas ovicápsulas con estadios de velíger en su interior, se pudo observar una diferencia de tamaño entre individuos de la misma ovicápsula. Sólo en un caso se observó en el interior de la ovicápsula la presencia simultánea de dos juveniles ya formados y una larva velíger con enrollamiento.

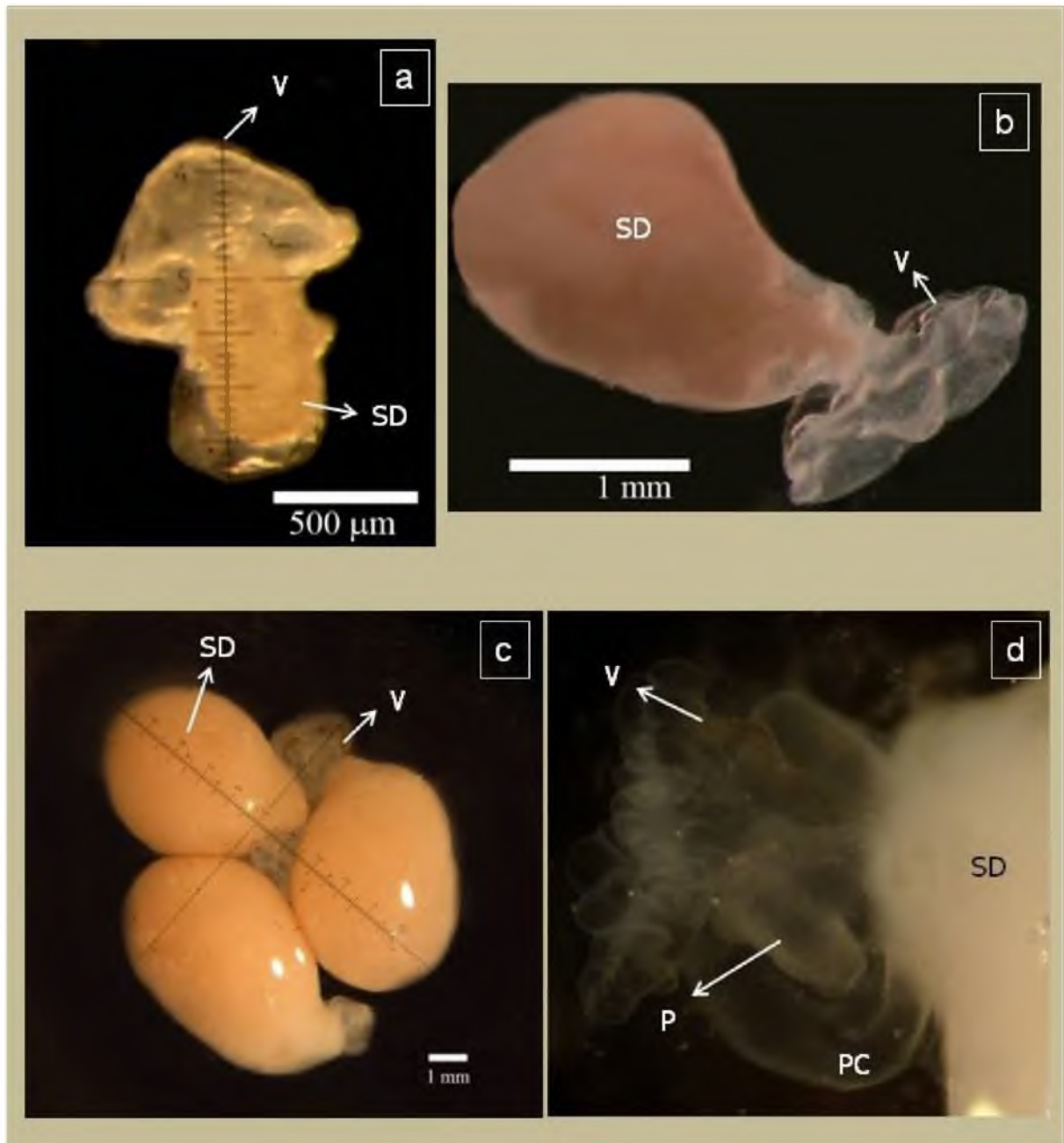


Figura 6.10. Distintos estadios de velíger: a. y b. veíger I ó temprana; c. velíger II al final de la ingesta de alimento; d. detalle del velo y pie en la velíger al final de la ingesta del alimento. P: pie, PC: protoconcha, SD: saco disgestivo, V: velo.

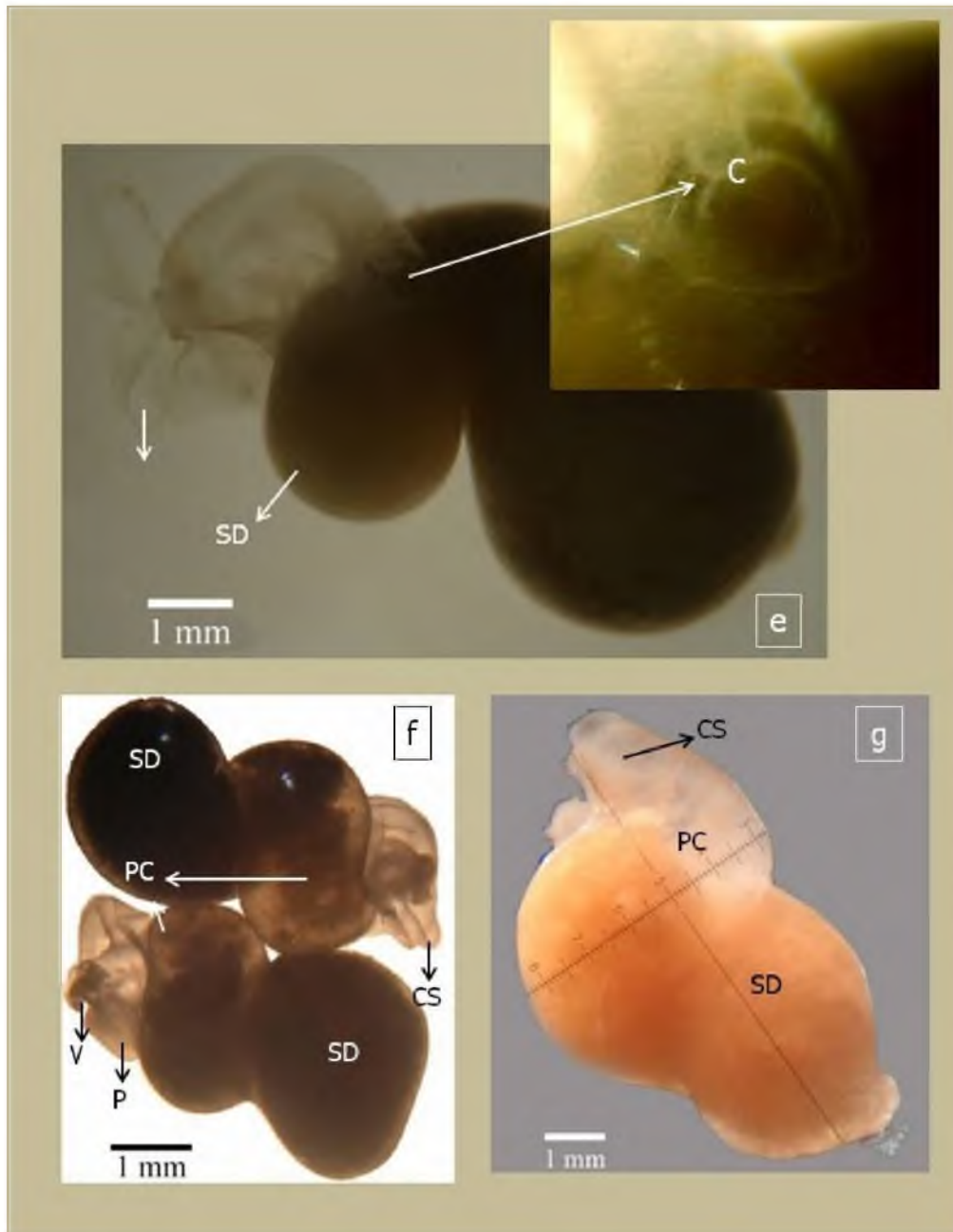


Figura 6.10. continuación Distintos estadios de velíger: e. Velíger III al comienzo del enrollamiento, nótese en la ampliación el corazón bicamerado; f. Velíger III al final del enrollamiento; g. veliconcha. C: corazón; CS: canal sifonal, P: pie, PC: protoconcha, SD: saco digestivo, V: velo.

Juvenil pre-eclosión: en este estadio el juvenil reptante tiene la apariencia de un adulto que se desplaza dentro de la ovicápsula, su concha de color blanco inicial

cambia a color caramelo, la espira está formada por 1,5 vueltas (**Fig. 6.11a y b**). El pie es de color blanquecino. En este estadio pueden observarse restos del velo y en el ápice de la protoconcha restos del saco alimenticio y su conexión a la protoconcha (**Fig. 6.11a y b**) como así también los ojos.

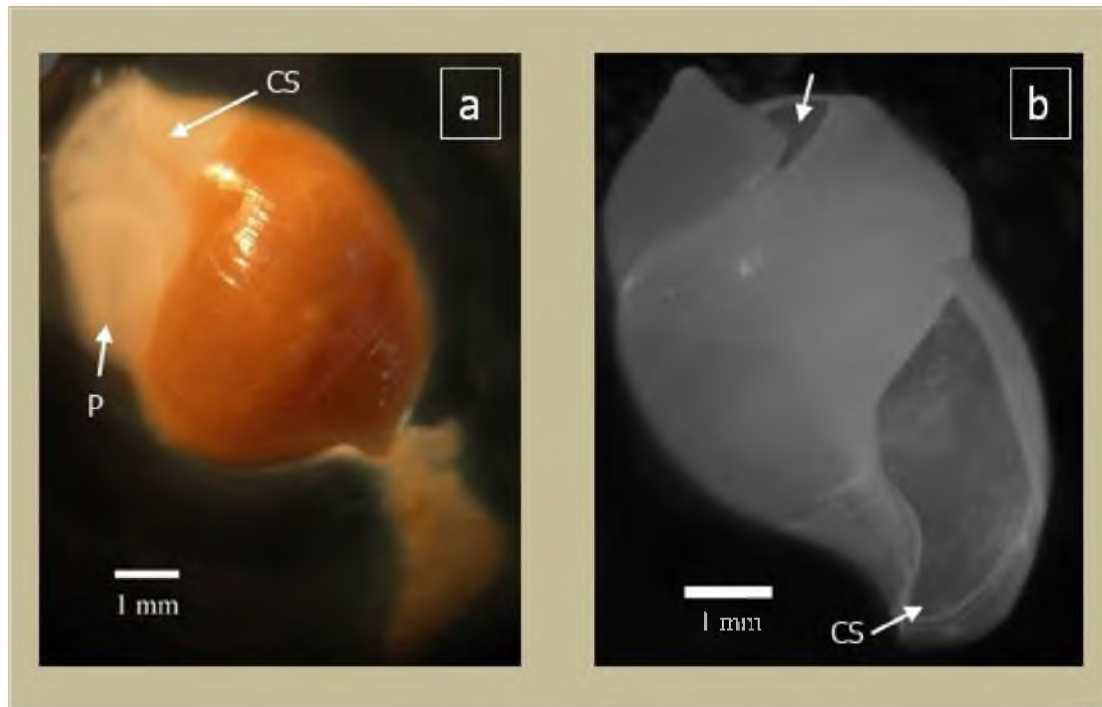


Figura 6.11. a. juvenil pre-eclosión mostrando restos de material nutritivo en el extremo del ápice; b. concha de juveniles pre-eclosión (la flecha muestra la abertura de conexión con el saco digestivo). CS: canal sifonal, P: pie.

Juvenil eclosionado: Tanto la concha como el pie tienen las ornamentaciones propias del adulto. En el pie las manchas son rojas sobre un fondo blanco, mientras que en el adulto el fondo del pie es marrón y las manchas blancas. La concha (teleoconcha) presenta 2,5 vueltas y las típicas bandas en zig-zag de color rojizo sobre el color caramelo de la concha (**Fig. 6.12**); se ha cerrado la conexión del ápex con el saco alimenticio residual. En la teleoconcha observada bajo MEB se observa un patrón de ornamentación definido por delgados cordones, a diferencia de la protoconcha que no presenta ornamentaciones (**Fig. 6.13**).

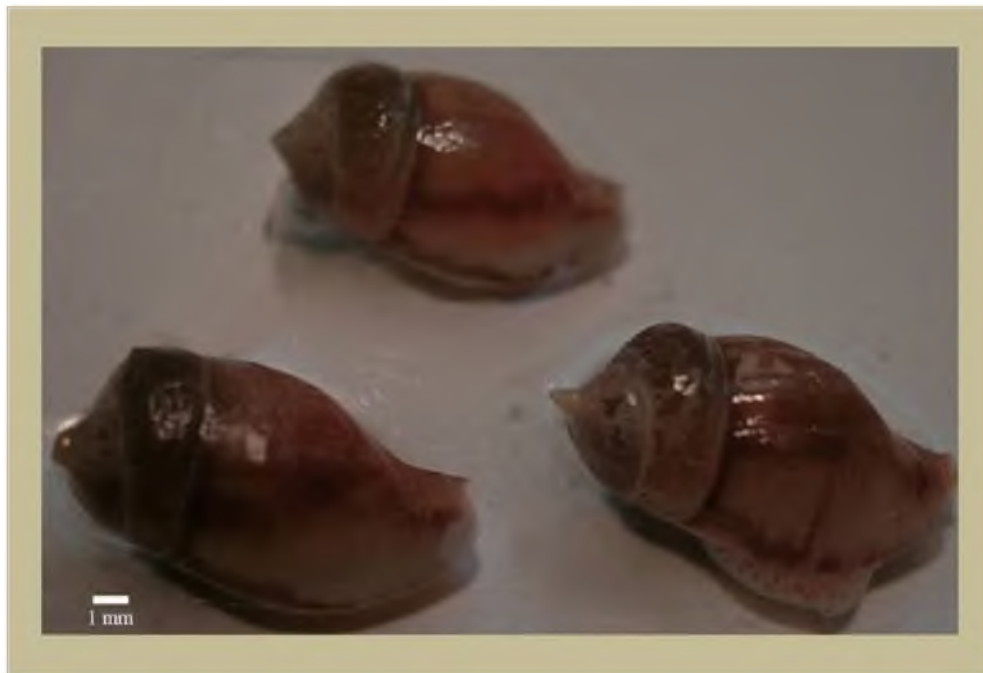


Figura 6.12. Juveniles recién eclosionados. Nótese en la teleoconcha la típicas bandas en zig- zag típicas de las conchas de los adultos.

La eclosión se produjo siempre por una zona delimitada en la ovicápsula (**Fig. 6.14**).

Se observaron eclosionar entre dos y cinco ejemplares por ovicápsula. La talla de eclosión varió entre 4,99 y 11,40 mm (**Fig. 6.15**). Los tamaños más grandes se observaron en aquellas ovicápsulas que poseían sólo dos caracoles en su interior, mientras que la mayor variación se dio en aquellas ovicápsulas que portaron tres caracoles (**Fig. 6.16**).

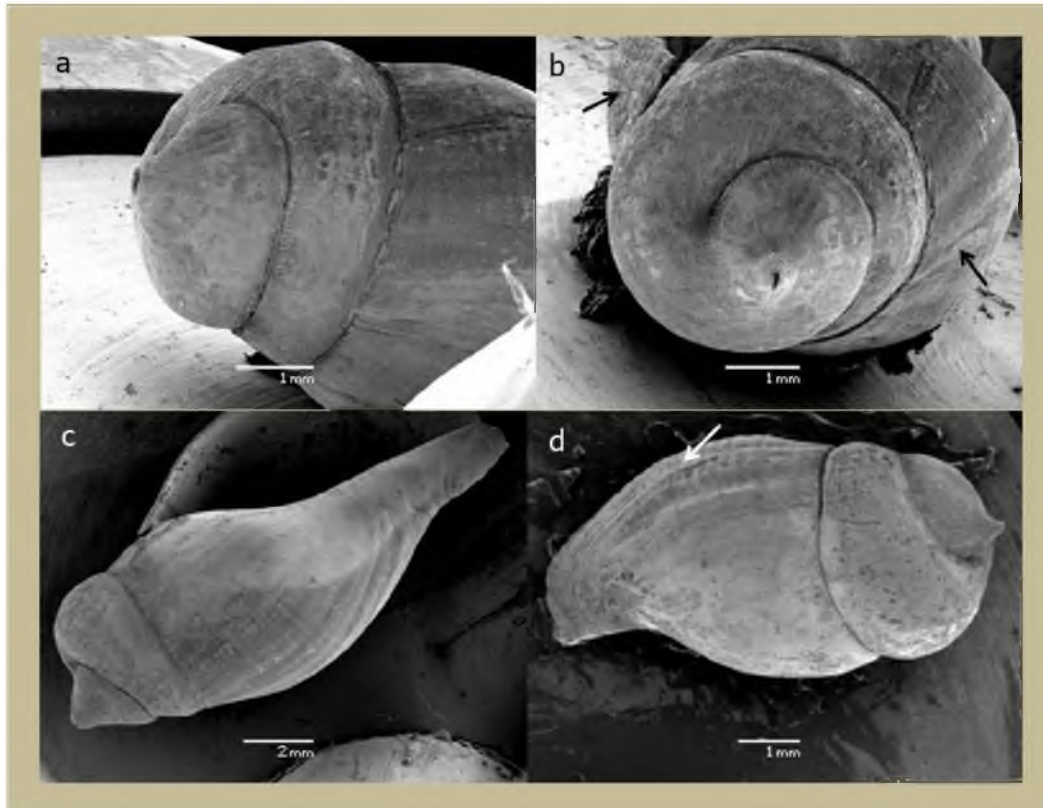


Figura 6.13. Juveniles recién eclosionados. a. vista lateral de la protoconcha, b. pasaje de protoconcha a teleoconcha. c. y d. distintas vistas de la teleoconcha. Las flechas indican ornamentaciones de la teleoconcha.



Figura 6.14. Juvenil eclosionando en el acuario.

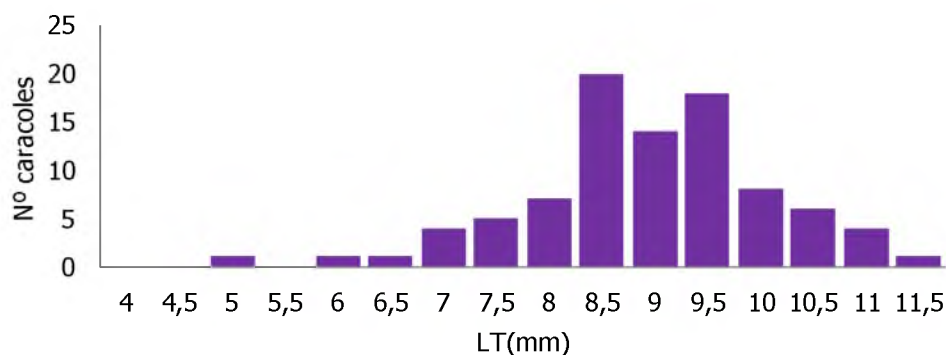


Figura 6.15. Distribución de frecuencias de tallas de eclosión (LT, largo total) observadas en laboratorio.

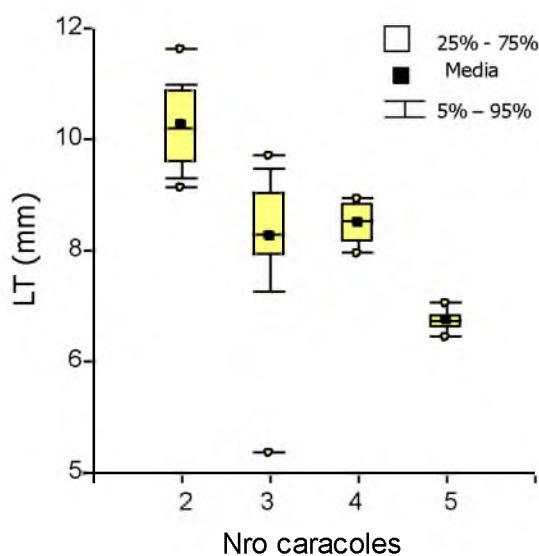


Figura 6.16. Talla promedio de eclosión en función de la cantidad de individuos por ovicápsula.

6.3.4. Observación de estadios ovicapsulares en el campo

Las primeras ovicápsulas de *Z. dufresnei* se observaron dentro de la BSA a fines de agosto. La presencia de ovicápsulas recientes (E0-E1) fue constante desde el comienzo de la época reproductiva y hasta mediados de abril, con un pico en febrero y octubre

Capítulo 6

de 2008 y enero de 2009 (**Fig. 6.17**). Estos estadios siempre superaron el 50% de las observaciones. Asimismo se observó una clara correspondencia entre los eventos de oviposición en el ambiente natural y los procesos de evacuación de gametas, ambos procesos coincidentes con el aumento de la temperatura del agua (**Fig.6.18**).

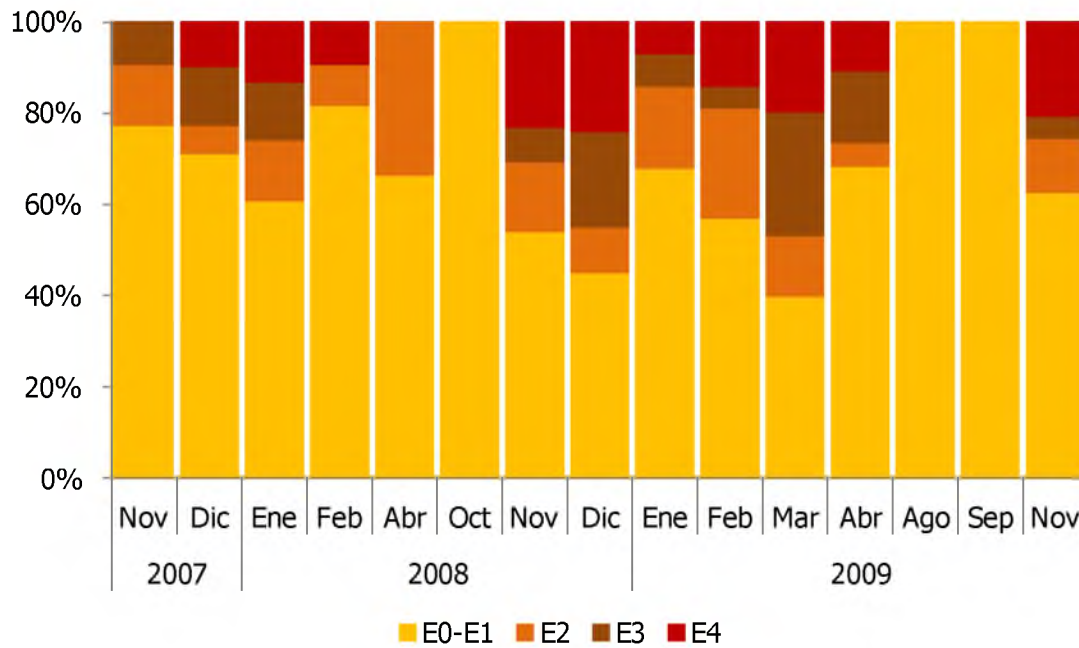


Figura 6.17. Porcentajes de los diferentes estadios ovicapsulares de *Z. dufresnei* desde la primavera de 2007 a la primavera de 2009.

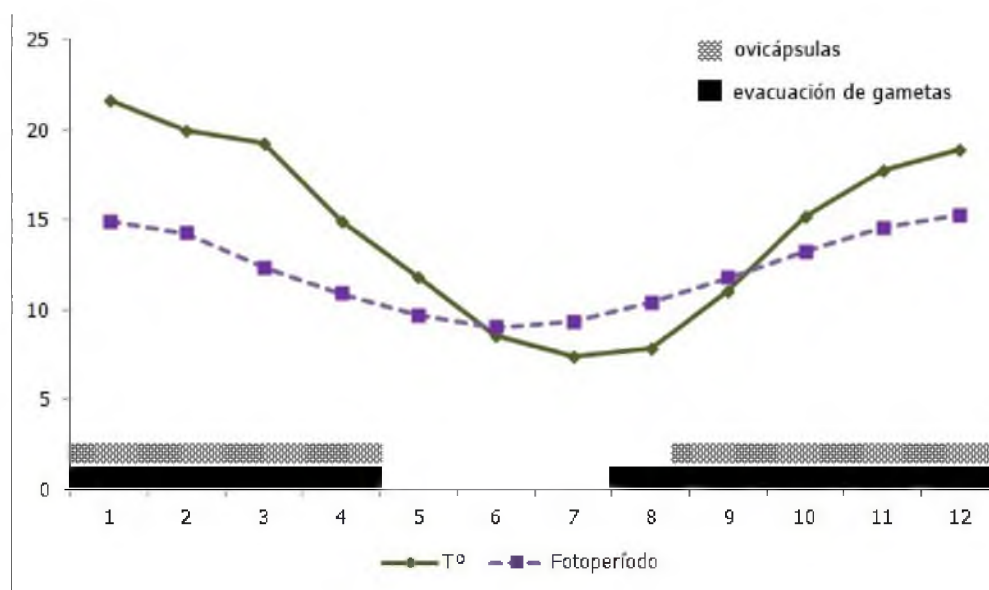


Figura 6.18. Eventos de oviposición, evacuación de gametas femeninas, fotoperíodo y temperatura del agua.

6.4. DISCUSIÓN

La duración del desarrollo intracapsular en condiciones naturales se estudió por primera vez para esta especie. Los juveniles de *Z. dufresnei* eclosionaron luego de aproximadamente 35 días. Aunque se hallaron diferencias en el tiempo desde el estadio E2 al E3 y en arribar al estadio de velíger enrollada, el tiempo de eclosión fue similar en las cápsulas estudiadas en los dos años consecutivos. Según Pereyra *et al.* (2009) la duración promedio del desarrollo intracapsular sería de 65,5 días para ejemplares de la misma población en condiciones de laboratorio (16-22 °C, 35-36 pps, Pereyra comunicación personal). Para la especie *Odontocymbiola magellanica*, la duración del desarrollo intracapsular tanto en condiciones naturales (entre 10 y 14°C) como en condiciones de laboratorio (a 13°C) sería de aproximadamente 3 meses (Bigatti, 2005) mientras que para *Adelomelon ancilla* toma aproximadamente 5-6 meses en completar su desarrollo intracapsular en condiciones de laboratorio (Zabala, 2013). Los datos obtenidos en este estudio demuestran entonces que en condiciones naturales el período de desarrollo es relativamente más breve que el observado para otros neogastrópodos en condiciones controladas (Bigatti, 2005; Gallardo, 1979; Leiva

et al., 1998; Nasution, 2003;; Zabala, 2013). No obstante, un período similar (30-40 días) fue descrito para *Xanthochorus cassidiformis* a 16-20 °C (Gallardo y González, 1994). Probablemente este período de desarrollo intracapsular breve observado dentro de la Bahía San Antonio se encuentre relacionado con las altas temperaturas del agua de la época estival. Autores como Gómez del Prado Rosas (2004) y Roller y Stickle (1989) sugieren que la duración del desarrollo intracapsular se ve afectada por la temperatura. La salinidad sería otro factor importante que influye en la duración del desarrollo intracapsular. Bajas salinidades retrasan el desarrollo intracapsular de *Thais haemastoma canaliculata* (Roller y Stickle, 1989) y *Concholepas concholepas* (Gallardo, 1994; Naegel y Gomez del Prado Rosas, 2004). Considerando que la salinidad dentro de la BSA durante el verano excede los 36 ppm (Narvarte et al., 2008), se podría pensar que ese factor ambiental podría afectar el tiempo de desarrollo de esta especie en ese hábitat particular. No existe información sobre la duración del desarrollo de esta especie en otras localidades de su área de distribución que permita una comparación intraespecífica. Es destacable la existencia de amplias variaciones entre los datos obtenidos en condiciones controladas de laboratorio y los obtenidos en el campo en relación con el tiempo transcurrido desde la oviposición hasta la eclosión.

El alto porcentaje de cápsulas rotas y depredadas podría explicarse teniendo en cuenta la actividad ramoneadora del quitón sobre la placa de experimentación y sobre las ovicápsulas en particular lo que a su vez incrementa la probabilidad de que las ovicápsulas se desprendan de su sustrato natural (**Capítulo 7**). La depredación sobre ovicápsulas por parte de isópodos, cangrejos, gasterópodos, pequeñas estrellas de mar, poliquetos y quitones ha sido observada en otras especies de caracoles (D'Asaro, 1970; Pechenik, 1979; Rawlings, 1990; Bigatti, 2005).

La ovicápsula es opaca al momento de la puesta, lo cual se debe a la deposición de sustancias extravitelinas en bandas adosadas a la membrana interna (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976). En el interior de la ovicápsula pueden existir entre 1 y 6 embriones/larvas que se alimentan a expensas de la sustancia nutritiva que se encuentra en el interior de la ovicápsula. La misma cantidad de individuos se observó en *Adelomelon ancilla* (Zabala, 2013), *A. ferussacci* (Penchaszadeh y Segade, 2009) y *Voluta música* (Peralta, 2012). En esta especie al igual que en otros volutidos como *A. beckii* y *A. brasiliana* (Penchaszadeh, 1999), *A. ancilla* (Zabala, 2013) y *Odontocymbiola magellanica* (Bigatti, 2005) no se han observado huevos nutricios.

Capítulo 6

El rango de tamaño de las ovicápsulas fue similar al hallado por Penchaszadeh y de Mahieu, (1976) para la misma especie en aguas de la costa atlántica bonaerense. El tamaño y volumen de las ovicápsulas es variable y al estar dado por la forma que toma la glándula pedal, no existe una relación entre el largo y alto de las mismas como sugiere Bigatti (2005). No obstante si lo comparamos con otras especies de la misma familia como *A. ancilla* o *A. ferussacci* la ovicápsula de *Z. dufresnei* es más pequeña pero alberga la misma cantidad de huevos que los observados para las especies mencionadas. El tamaño promedio de los huevos sin segmentar observados en el presente trabajo fue de 0,260 mm, mientras que Penchaszadeh y de Mahieu (1976) mencionan un diámetro de 0,90 mm. Los valores observados durante el desarrollo de este trabajo se asemejan a los observados para *A. ancilla* (0,20 – 0,22 mm), *A. brasiliana* (0,24 mm) (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976) y *A. ferussacci* (0,22 mm) (Penchaszadeh y Segade, 2009). En el presente trabajo se reconocieron 8 estadios de desarrollo intracapsular. El crecimiento no varió hasta el estadio de gástrula, luego creció considerablemente hasta trocófora y aumentó rápidamente en el estadio de velíger, hasta un tamaño cercano al de la eclosión. Esto se encontraría asociado con la gran ingesta de alimento que se produce en esta etapa, si bien la ingesta de alimento se evidenció a partir del estadio de larva trocófora, se hizo probablemente muy eficiente conforme el velo ciliado se desarrolló en la velíger. Los cambios morfológicos observados en este estudio en *Z. dufresnei* concordaron con los observados por Penchaszadeh y Segade (2009) en *Adelomelon ferussacci* y Zabala (2013) en *A. ancilla*, es decir, también se observó aquí que mientras los individuos se alimentan ocurren los cambios anatómicos. Estas tres especies pertenecen a la misma subfamilia, por lo que quizás sea algo característico de la subfamilia como sugiriera Zabala (2013).

La eclosión se produce por una zona de la ovicápsula que parecería estar predeterminada, una zona circular que se observa desde el estadio E0. Esta zona fue observada en otros volútidos *O. magellanica* (Bigatti, 2005), *A. ancilla* (Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; Zabala, 2013). Los juveniles de la BSA eclosionan con una longitud promedio de casi 9 mm, longitud mucho menor a la hallada por Penchaszadeh y de Mahieu (1976) que fue de 18 mm para la misma especie en aguas submareales bonaerenses. En especies de muricidos también se ha observado una diferencia en la talla de eclosión entre ejemplares intermareales y submareales (Spight, 1976b; Gallardo, 1979). Asimismo, Perron (1981) observó que la talla de eclosión estaba correlacionada con el hábitat entre ejemplares del género *Conus* del Océano Indo-

Capítulo 6

Pacífico, y que los tamaños de eclosión de especies submareales tenderían a ser mayores que los de especies intermareales en este género. En cuanto a la variación en el tamaño de eclosión observada en esta especie, se ha visto que varias especies de caracoles con desarrollo no planctónico exhiben una considerable variación en el tamaño de eclosión tanto entre las ovicápsulas de una misma ovipostura como entre sitios (Spight, 1976a, b; Rivest, 1983; Strathmann, 1987; Etter, 1989; Hadfield, 1989). El tiempo de desarrollo intracapsular también estaría sincronizado con fenómenos ambientales, permitiendo una sobrevivencia máxima en los juveniles, que en estado reptante, salen al medio exterior en busca de alimento. El corto tiempo de desarrollo intracapsular en esta especie podría estar asociado a la época de eclosión, permitiendo así el crecimiento de los juveniles antes de que las condiciones de temperatura del agua descendan considerablemente.

La presencia de hembras oviponiendo de *Z. dufrenoi* entre fines de agosto y abril demuestra, junto con las observaciones histológicas (**Capítulo 5**), que esta especie en la BSA se reproduce desde la primavera temprana hasta principios del otoño. La oviposición parece ser continua a lo largo de la temporada reproductiva, ya que se observaron ovicápsulas recientes a lo largo de la misma. Este periodo de oviposición es más extenso al citado para esta especie en aguas submareales bonaerenses (octubre-marzo) (Giménez y Penchaszadeh, 2002) y también para la misma área de estudio (noviembre - abril) (Pereyra *et al.*, 2009). La incorporación de dos meses más al período de ovipostura conocido para la BSA se debe a que para el desarrollo de esta tesis se muestrearon dos años consecutivos. La duración del período reproductivo está íntimamente relacionado con la temperatura del agua (que en el caso particular de la BSA se halla íntimamente asociada con el fotoperíodo (ver Fig.6.13) como observara Penchaszadeh *et al.* (2009) para *A. ancilla* y Peralta (2012) para la especie tropical *Voluta musica*; y como sugirieran Giménez y Penchaszadeh (2002) para *Z. dufrenoi*, Cledón *et al.* (2005) para *A. brasiliensis* y Arrighetti y Penchaszadeh (2010) para *A. beckii*. Esto difiere claramente de lo observado por Bigatti (2008) para *O. magellanica* para localidades ubicadas a una latitud menor de 1° hacia el sur donde se observó una clara relación con el fotoperíodo y no con el aumento de la temperatura del agua.

Se ha observado la ovipostura de más de una ovicápsula tanto en aquellos sustratos de amplia superficie como en pequeños y en ocasiones se observaron en un mismo sustrato ovicápsulas tanto recientes como en estado avanzado de desarrollo (ver **Tabla 6.4**). Lo que hace suponer que en esta especie existirían entonces agregaciones

Capítulo 6

de hembras al momento de la oviposición como sucede en otras especies de la Patagonia (*O. magellanica*, Bigatti (2005) y *A. ancilla*, Penchaszadeh y Segade (2009)) y la especie tropical *V. música* (Peralta, 2012).

Tabla 6.4. Características de las ovicápsulas, sustratos de oviposición y desarrollo intracapsular en distintas especies de la familia Volutidae del Mar Argentino.

Referencias: (1) Carcelles, 1944; (2) Penchaszadeh y de Mahieu, 1976; (3) Penchaszadeh *et al.*, 1999; (4) Penchaszadeh y Segade, 2009; (5) Bigatti, 2005 (6) Luzzatto, 2006; (7) Zabala, 2013; (8) Esta tesis.

Capítulo 6

	<i>Zidona dufresnei</i> MDP	<i>Z. dufresnei</i> BSA	<i>Odontocymbiola magellanica</i>	<i>Adelomelon brasiliana</i>	<i>Adelomelon beckii</i>	<i>Adelomelon ferussacci</i>	<i>Adelomelon ancilla</i>
Forma de la ovicápsula	lenticular, lado convexo sin esculturas (2)	lenticular, semiesférica (8)	esférica (5)	esférica (2)	globosa, semiesférica (3)	globosa, semiesférica (4)	globosa, semiesférica y flexible (7)
Sustrato ovicápsula	valvas bivalvos (2)	cantos rodados, valvas bivalvos (8)	piedras, valvas bivalvos, cápsulas elasmobranquios (5)	libre (2)	valvas bivalvos (3)	cantos rodados, restinga (4)	valvas bivalvos y cápsulas elasmobranquios (7)
Caco ₃ en pared ovicápsula	no (2)	no (8)	si (5)	no (2)	no (3)	no (4)	no (7)
Período oviposición		agosto– abril (8)	julio– diciembre (5)	septiembre– octubre, mayo– junio (2)		enero- febrero (4)	julio- noviembre y marzo (7)
Número de huevos/ovicápsula	2- 6 (2)	1- 6 (8)	6- 12 (5)	9- 33 (2) 5- 15 (1)	7- 9 (3)	1- 6 (4)	1- 6 (7) 2- 8 (3)
Talla huevo sin segmentar	90 µm (2)	170 µm (8)	0,21mm (5)	240 µm (2)		0,220 mm (4)	0,209 mm (7) 200-220 µm (2) 60-71 µm (3)
Talla eclosión	18 mm (2)	8,71 mm (8)	9,06 mm (5)	10 mm (6)	16- 18,6 mm (3)	11,25- 14,8 mm (4)	11 mm (7)
Duración desarrollo intracapsular		35 días (8)	2- 3 meses (5)	57 días (6)			5- 6 meses (7)

7. LIMITANTE EN LA HISTORIA DE VIDA: DEPREDACIÓN DE LAS OVICÁPSULAS



7.1. INTRODUCCIÓN

La presencia de ovicápsulas es común entre los invertebrados, especialmente entre los moluscos gasterópodos. En particular, los neogastrópodos presentan una variedad compleja de ovicápsulas, las cuales en su mayoría son cementadas a un sustrato duro en su ambiente natural, y carecen de cuidado parental. Las ovicápsulas proveen protección a los embriones frente al estrés ambiental, incluyendo los cambios osmóticos (Pechenik, 1982,1983; Hawkins y Hutchinson, 1988), la desecación (Spight, 1977; Pechenik, 1978), la exposición a los rayos ultravioleta (Rawling, 1996; Prezelawski *et al.*, 2004; Prezelawski, 2005; Wraith *et al.*, 2006), las variaciones de temperatura (Spight 1977; Pechenik, 1986), la depredación (Pechenik, 1979; Perron, 1981; Rawlings, 1990; 1994; Dumont *et al.*, 2008), el ataque bacteriológico (Lord, 1986; Benkendorff *et al.*, 2001) y la acción del oleaje (Perron, 1981). Otras estrategias defensivas, como la selección de sustratos específicos para la oviposición o la altura en el perfil vertical de la costa donde se depositan las ovicápsulas (Martel *et al.*, 1986), o la elección de lugares comunales de oviposición (Martel *et al.*, 1986; D'Asaro, 1993), también proveen una barrera contra distintas amenazas. Sin embargo, ha sido la depredación de las ovicápsulas una causa demostrada de gran impacto sobre las poblaciones de distintos caracoles (Martel *et al.*, 1986; Dumont *et al.*, 2008).

Las hembras de la familia Volutidae depositan sus ovicápsulas con abundante material nutritivo. Con la excepción de *Adelomelon brasiliana*, cuyas ovicápsulas son libres y son desplazadas por las corrientes marinas libremente por el fondo en una estrecha zona angosta de la costa (Luzzato, 2006), las hembras de esta familia depositan ovicápsulas esferoidales que son cementadas sobre un sustrato rígido, generalmente cantos rodados (Catterall *et al.*, 1992) o, en fondos arenosos, la valva de un bivalvo (Penchaszadeh, 1976; Bigatti, 2005).

En el sector sur occidental del Océano Atlántico, el período de oviposición de las especies de la familia Volutidae en su mayoría tiene lugar en los meses cálidos (Penchaszadeh *et al.*, 1999; Giménez y Penchaszadeh, 2002; Cledón, 2004; Luzzato, 2006; Pereyra *et al.*, 2009).

Las hembras de *Zidona dufresnei* en la BSA depositan ovicápsulas sobre distintos sustratos (**Capítulo 5**) que quedan expuestas a diferentes depredadores. De hecho, es frecuente observar la presencia de ovicápsulas rotas en el ambiente natural (**Capítulo 5**).

En este capítulo se describe la depredación de las ovicápsulas de *Z. dufresnei* por distintos depredadores identificados en el laboratorio y se caracterizan las marcas dejadas en la pared ovicapsular por cada uno de ellos. Con el fin de evaluar el impacto de la depredación sobre las ovicápsulas en la población natural de este volútido, en el campo se estimó tanto la abundancia de ovicápsulas como la de los depredadores cuyas marcas fueron identificadas previamente en el laboratorio.

7.2. MATERIALES Y MÉTODOS

7.2.1. Diseño experimental en laboratorio

El experimento se realizó en el acuario del Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni. El quitón *Chaetopleura isabellei*, los caracoles *Tegula patagonica* y *Buccinanops globulosus* y el cangrejo *Neohelice granulata* fueron identificados en el campo como posibles depredadores de las ovicápsulas de *Z. dufresnei* y ejemplares de tamaño similar fueron recolectados junto con ovicápsulas en estadio temprano de desarrollo (E1, **Capítulo 2**) y llevados al laboratorio.

Se usaron recipientes de 8 x 8 x 15 cm con agua de mar filtrada (1µm), en condiciones de aireación constante, 19 °C y salinidad de 35 ppm, bajo un ciclo de luz natural. Se colocó una ovicápsula con su correspondiente sustrato (al cual previamente se le quitaron los epibiontes de las paredes) y un quitón o dos caracoles *T. patagonica* por acuario (**Fig. 7.1**). En el caso de *N. granulata*, el recipiente utilizado fue de 20 x 30 x 40 cm, y se colocaron un cangrejo y una ovicápsula. Previo al inicio del experimento, las ovicápsulas y los posibles depredadores fueron mantenidos en acuarios separados durante 24hs.

Las ovicápsulas fueron observadas diariamente por un período de 15 días o hasta que las mismas estuvieran completamente rotas. Para cada especie usada como depredador y el control (que consistió en acuarios en los que se colocaron únicamente ovicápsulas) se utilizaron diez (10) réplicas. Todos los experimentos se realizaron bajo condiciones similares.

Capítulo 7

Se empleó la definición de depredación de Rawlings (1990), según la cual se considera cápsula depredada aquella que hubiera sufrido rotura de su pared exterior o pérdida de líquido.

El tiempo (días) desde el inicio del experimento hasta la identificación de los primeros signos de depredación fue una variable de interés en el caso del principal depredador potencial (*C. isabellei*). Con la finalidad de analizar la reducción en el volumen capsular, éste se determinó mediante mediciones de todas las cápsulas depredadas a lo largo del periodo experimental, las que fueron comparadas con las mediciones de las cápsulas del tratamiento control (considerado similar al inicio de cada tratamiento). El volumen capsular fue calculado multiplicando el diámetro máximo por el diámetro mínimo. Luego a esta área se la multiplicó por la altura máxima capsular. En el caso de las cápsulas depredadas, se calculó su volumen remanente a partir del promedio entre la altura máxima y la mínima. La pérdida de volumen fue expresada como porcentaje relativo del volumen medio original (control).

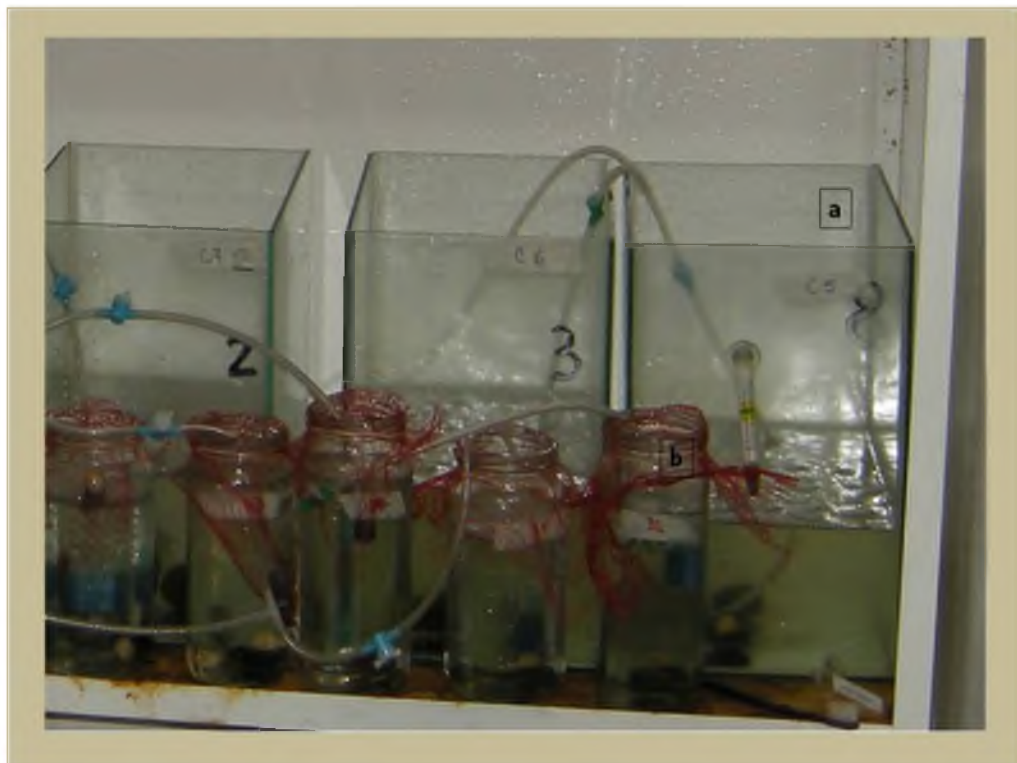


Figura 7.1. Acuarios utilizados durante los experimentos de depredación de cápsulas. a. acuario de *Neohelice granulata*, b. recipientes para *Tegula patagonica*, *Buccinanops globulosus* y *Chaetopleura isabellei*.

7.2.2. Muestreo en ambiente natural

El trabajo de campo se desarrolló en dos sitios dentro del canal principal de la BSA: a) El Arbolito de Salas (AS) donde se llevaron a cabo muestreo durante marzo 2010 y febrero y marzo 2011, b) Punta Verde (PV) donde los muestreos se realizaron durante febrero y marzo 2011. El sustrato es similar en los dos sitios: arena y cantos rodados de diferentes tamaños. Las densidades de las ovicápsulas y de los tres depredadores (*T. patagonica*, *C. isabellei*, *N. granulata*) se evaluaron en ambiente natural, inmediatamente después del pico de oviposición. Para tal fin se realizaron mediante buceo autónomo 5 transectas (10 m de longitud, 5 m entre una y otra) en marea baja (2 m de profundidad), fijándose a lo largo de éstas a intervalos de 1m de longitud, cuadratas de 0,5 m de lado ($N = 5$; $0,25 \text{ m}^2$). En cada cuadrata se observó detenidamente cada piedra a fin de hallar la presencia de los posibles depredadores como así también la de aquellos individuos que pudieran encontrarse enterrados. Las ovicápsulas halladas se clasificaron en intactas y rotas. El estadio de desarrollo de las ovicápsulas intactas se determinó siguiendo la clasificación de Pereira *et al.* (2009) (**Capítulo 2**). Las ovicápsulas rotas fueron detalladamente examinadas para determinar si efectivamente habían sido depredadas o si se trataba de ovicápsulas eclosionadas. Si la ovicápsula estaba vacía, pero con signos de haber sido “perforada” su pared o su base, se la consideró depredada. En esas cápsulas se observaron las marcas halladas y se compararon con las observadas en el laboratorio para determinar su depredador.

En AS, la densidad media de los depredadores se comparó entre años y entre especies con un ANOVA de dos vías. Asimismo, la densidad de cada especie de depredador (*C. isabellei*, *T. patagonica* y *N. granulata*) y el número de ovicápsulas depredadas se comparó entre sitios (AS y PV), y entre fechas (febrero y marzo de 2011) con ANOVA. Se utilizó la prueba de Cochran para comprobar el supuesto de homogeneidad de varianzas. Cuando fue necesario, los datos se transformaron ($\sqrt{n+1}$) para cumplir con los supuestos del análisis. Se utilizó el test de Tukey *a posteriori* para determinar las diferencias entre los tratamientos. Para comprobar si existen diferencias significativas entre las

proporciones de estadios iniciales (E0 E1) y etapas avanzadas de desarrollo (E2 E3), se utilizó el test de chi-cuadrado, utilizando los datos de ambos sitios (AS y PV) y años (2010 y 2011).

7.3. RESULTADOS

7.3.1. Diseño experimental en laboratorio

Al quitón *C. isabellei* se lo observó usualmente “raspando” la superficie de la pared ovicapsular (**Fig. 7.2 a, b**), y en algunas ocasiones consumiendo toda la pared. El 90 % de las ovicápsulas fueron depredadas tempranamente, en un promedio de 2,9 ($\pm 1,7$) días. De estas, el 55,5% de las ovicápsulas fueron consumidas por completo por los quitones. La única ovicápsula no depredada presentó signos de deterioro en la pared y en la base de sujeción al sustrato.

La proporción media (\pm DE) de depredación de cada ovicápsula durante los primeros cinco días llegó a 25 (± 20) % del volumen total de la ovicápsula, mientras que se elevó a 58 (± 34) % en el día 10 y a 86 (± 22) % en el etapa final del experimento (día 15).

Los demás depredadores tuvieron bajos niveles de predación. Por ejemplo, en el experimento con *T. patagonica*, el 20% de los individuos produjo una incisure circular en la pared lateral de la ovicápsula en un tiempo promedio de 2,5 ($\pm 0,7$) días (**Fig. 7.2 c, d**). El caracol *B. globulosus* no depredó sobre las ovicápsulas. Por último, en el caso de *N. granulata* sólo el 20% de las ovicápsulas fue depredado por esta especie, en un tiempo promedio de 11,0 ($\pm 2,8$) días. Este depredador fue relativamente más activo en horas de la noche y dejó una abertura en la pared de la ovicápsula a manera de una hendidura longitudinal realizada con las quelas (**Fig. 7.2 e, f**). No se observaron marcas en las cápsulas usadas como controles, indicando que la rotura de las ovicápsulas fue producida sólo por la depredación durante el tiempo experimental.



Figura 7.2. Marcas características dejadas por los diferentes depredadores en las ovicápsulas. a y b: *C. isabellei*; c y d: *T. patagonica*; e y f: *N. granulata*.

7.3.2. Muestreo en ambiente natural

En las ovicápsulas rotas halladas a lo largo de las transectas, sólo se observaron las marcas de depredación identificadas previamente en el laboratorio. Además de esponjas, poliquetos filtradores y algunos peces, los depredadores identificados en el laboratorio fueron los más abundantes en el campo, aunque en diferentes densidades ($F_{(2, 149)} = 87,0$; $p < 0,0001$) (**Tabla 7.1**).

Tabla 7.1. ANOVA de dos vías comparando las densidades medias de los depredadores entre las especies de depredadores (quitón, cangrejo, Tegula) y entre los años (2010 y 2011) en AS. Los datos transformados: $\sqrt{n+1}$. Debajo de cada Tabla, los resultados de la prueba de Tukey *a posteriori* ($p < 0,05$)

	SC	GL	F	Valor de p
Año	0,24	1	0,3	0,6554
Depredador	206,65	2	87	<0,0001
Año x Depredador	4,64	2	1,95	0,1455
Total	382,55	149		

Tegula > Quitón > Cangrejo

T. patagonica fue cinco veces más abundante que *C. isabellei*, y esta especie, a su vez, fue 6-8 veces más abundante que *N. granulata* ($p < 0,05$). En AS, la densidad de los depredadores no fue significativamente diferente entre los años estudiados ($p > 0,05$, **Tabla 7.2**). En el año 2011, las densidades de *T. patagonica* no fue significativamente diferente entre los sitios ni entre las fechas ($p > 0,05$, **Tabla 7.3**). *C. isabellei* fue significativamente más abundante en AS que en PV sólo en marzo ($F_{(1, 99)} = 5,06$, $p = 0,027$), sin diferencias en febrero (**Tabla 7.3; Fig. 7.3**). Aunque las densidades de *N. granulata* fueron en general bajas ($< 1 \text{ m}^2$), su abundancia relativa fue significativamente mayor en AS que en PV ($F_{(1, 99)} = 12,83$, $p = 0,0005$), sin diferencias entre las fechas dentro de la misma temporada (ANOVA, $p > 0,05$, **Tabla 7.3, Fig. 7.3**).

Tabla 7.2 Temporada 2011: ANOVA de dos vías para comparar la densidad media de los depredadores entre las fechas (febrero y marzo) y los sitios (AS y PV) por depredadores: a) quitón, b) *Tegula*, c) cangrejo. Los datos fueron transformados con $\sqrt{n+1}$. Debajo de cada Tabla se presentan los resultados de del Test Tukey para las comparaciones *a posteriori* ($p < 0,05$)

	SC	GL	F	valor de p
a) Quitones				
Fecha	1,79	1	2,65	0,1065
Sitio	3,40	1	5,06	0,0268
Fecha x Sitio	3,55	1	5,27	0,0238
Total	7332	99		
AS> P V				
b) <i>Tegula</i>				
Fecha	1,73	1	0,92	0,3397
Sitio	1,97	1	1,04	0,3095
Fecha x Sitio	5,11	1	2,71	0,1027
Total	189,70	99		
c) Cangrejos				
Fecha	0,07	1	0,59	0,444
Sitio	1,62	1	12,83	0,0005
Fecha x Sitio	0,01	1	0,04	0,8373
Total	113,83	99		
AS > P V				

Tabla 7.3. ANOVA de dos factores para comparar la densidad de cápsulas entre las fechas (febrero y marzo) y sitios (AS y P V) para la temporada 2011. Los datos fueron transformados: $\sqrt{n+1}$. A continuación, los resultados de la prueba de Tukey aplicada *a posteriori* ($p < 0,05$)

	SC	GL	F	valor de p
Fecha	0,06	1	0,08	0,7717
Sitio	19,77	1	28,68	< 0,0001
Fecha x Sitio	0,58	1	0,83	0,3632
Total	86,56	99		

AS > P V

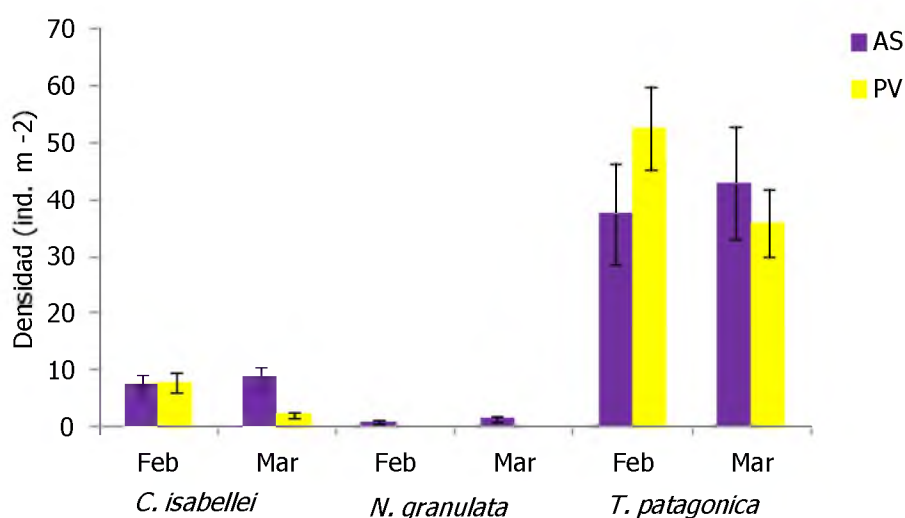


Figura 7.3. Densidad promedio (número de individuos $m^{-2} \pm DE$) de depredadores de ovicápsulas (*C. isabellei*, *N. granulata* y *T. patagonica*) en AS y PV en febrero y marzo de 2011.

La densidad de ovicápsulas no fue significativamente diferente entre los años estudiados en AS ($p > 0,05$). Sin embargo, se observaron para el mismo año (2011) diferencias entre sitios, con una densidad de ovicápsulas significativamente mayor en AS que en PV (cinco veces mayor en febrero y catorce veces en marzo; $F_{(1, 99)} = 28,68$, $p < 0,001$) (**Fig. 7.4**). Al comparar entre las dos fechas (febrero y marzo) en la misma temporada las diferencias de densidad de ovicápsulas no fueron significativas ($p > 0,05$). Se hallaron

39 ovicápsulas a lo largo de las cinco transectas realizadas en el año 2010 y 116 en las veinte transectas realizadas en el 2011. En AS, las ovicápsulas rotas representaron el 58,5% del total de ovicápsulas encontradas en el año 2010 y $46,6 (\pm 3,5) \%$ en el 2011 (en promedio para cada año). De estas ovicápsulas rotas ($N = 70$), el $80,4\% (\pm 3,4)$ fue atribuido a *C. isabellei* y el restante $19,6 (\pm 3,4) \%$ a *T. patagonica*. En PV, las ovicápsulas dañadas ($N = 8$) alcanzaron el $44,82 (\pm 0,89) \%$, y en todos los casos las marcas dejadas en las ovicápsulas correspondieron a *C. isabellei*. No se hallaron evidencias de depredación por *N. granulata* en el campo. De las ovicápsulas rotas halladas en AS durante el 2010 el 79,2% mostró las marcas hechas por el *C. isabellei* y el resto por *T. patagonica*, similares a los valores obtenidos en 2011 (77 a 84% en ambas fechas).

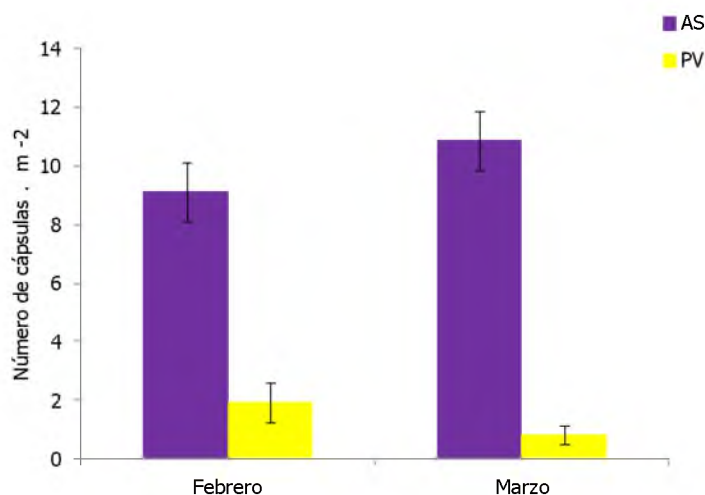


Figura 7.4. Densidad (número promedio de ovicápsulas de *Z. dufresnei* m⁻² ± DE) en AS y PV en febrero y marzo de 2011.

Se observó una desviación significativa de la hipotética relación de 1:1 en la proporción de ovicápsulas recientes y avanzadas (E3) ($\chi^2_5 = 52,52$, $p < 0,0001$). La mayoría de las ovicápsulas intactas (46-86% de los datos) correspondió a la categoría E1. Sólo en el 2010 se hallaron ovicápsulas del estadio E0, y únicamente en AS ovicápsulas E3.

7.4. DISCUSIÓN

Las ovicápsulas de *Z. dufresnei* están expuestas a una alta presión de depredación en ambiente natural (Pereyra *et al.*, 2009). Los experimentos de laboratorio permitieron identificar tres depredadores de las ovicápsulas, con tasas de depredación que van desde 20 (*T. patagonica* y *N. granulata*) hasta 90% (*C. isabellei*). En el ambiente natural la mayor parte de las ovicápsulas mostraron evidencia de depredación por *C. isabellei*, aunque esta especie no fue la más abundante en las transectas realizadas para este estudio. La mayoría de los quitones han sido descritos como herbívoros que se alimentan de microalgas sujetas a sustratos duros, pero en condiciones de laboratorio la acción de “raspado” provocó el desprendimiento de las ovicápsulas e incluso se alimentaron de ellas. Un resultado similar fue hallado para el erizo *Strongylocentrotus droebachiensis*, que fue hallado alimentándose de las proteínas presentes en el fluido intracapsular de *Buccinum undatum* (Dumont *et al.*, 2008).

En condiciones naturales, los daños causados por quitones cuando se alimentan de las microalgas u otros organismos presentes en los sustratos duros podrían aumentar la probabilidad de que las ovicápsulas se desprendan de sus sustratos y en consecuencia en algunos casos no lleguen a eclosionar. Se observó que sólo en las ovicápsulas en cuyo interior había juveniles ya formados éstos llegaron a eclosionar. Aunque *T. patagonica* sólo produce un pequeño orificio en la pared de la cápsula, el daño llega a ser total, dada la facilitación para el ingreso principalmente de protozoos, nematodos y copépodos. En el caso de *N. granulata* como no se observó depredación en el campo, y teniendo en cuenta que la depredación observada en el laboratorio tuvo lugar al final del experimento y en un bajo porcentaje, se considera que esta especie no debe ser un depredador importante de ovicápsulas de *Z. dufresnei*. No obstante, otros cangrejos han sido descritos como grandes depredadores de ovicápsulas de *Nucella emarginata* tanto en ambiente natural como en laboratorio (Rawlings, 1990).

Las ovicápsulas parecerían ser una presa circunstancial, pero teniendo en cuenta la población intermareal de *Z. dufresnei*, cuando las pérdidas de las ovicápsulas se calculan para la temporada reproductiva en general, las tasas de depredación (principalmente por *C. isabellei* y *T. patagonica*) podrían causar un impacto importante a nivel poblacional. Altas tasas de depredación también se observaron en ovicápsulas de otras especies de

caracoles de todo el mundo. Por ejemplo en el caso de *Ilyanassa obsoleta*, el 52% de las ovicápsulas fue depredado por cangrejos y caracoles durante los primeros 10 días en experimentos similares a los realizados en este estudio (Brenchley, 1982) mientras que en *Nucella emarginata* el 32% de las ovicápsulas fue depredado por cangrejos, isópodos y otros depredadores en estudios en ambiente natural (Rawlings, 1990). La depredación de las ovicápsulas también fue observada en *Odontocymbiola magellanica*, en este caso por parte de equinodermos y esa depredación se produjo tanto en cápsulas recientemente colocadas, como en las que se encontraban en estadios avanzados del desarrollo (Bigatti *et al.*, 2010b). En esta especie la presencia de calcio en la composición de la pared de la ovicápsula ha sido interpretada como un mecanismo de defensa contra los depredadores (Bigatti *et al.*, 2010b). Perron (1981) señaló que la fortaleza de las paredes de la cápsula de 10 especies de *Conus* se correlacionan directamente con el tiempo de desarrollo intracapsular, y sugirió que las ovicápsulas de pared gruesa pueden disuadir a los depredadores más eficazmente que las cápsulas de paredes delgadas. Las paredes de las ovicápsulas de *Z. dufresnei* no son tan rígidas como las de otros volútidos (ver Penchaszadeh, 1976). El breve período intracapsular de *Z. dufresnei* (unos 35 días, **Capítulo 6**) comparado con el de otros neogasteropodos sudamericanos (Gallardo, 1979; Leiva *et al.* 1998; Bigatti, 2005) sería un mecanismo de evasión ante posibles depredadores. La depredación parece ser una fuente importante de mortalidad durante la vida intracapsular y puede ser considerada como un agente para la selección de paredes capsulares de estructura sólida, altamente costosa en términos energéticos (Perron, 1981) o un período menor en la duración del desarrollo intracapsular.

Como *Z. dufresnei* no ofrece protección a sus ovicápsulas, el sitio y momento elegidos por las hembras de esta especie para depositar sus ovicápsulas, resulta muy importante para el éxito de la descendencia.

A photograph showing two fishermen wading in shallow water at sunset. The fisherman on the left is wearing a light-colored jacket and dark waders, carrying a bucket. The fisherman on the right is wearing a dark jacket and dark waders, also carrying a bucket. The water is calm with gentle ripples, and the sky is a mix of orange, pink, and blue. The horizon is visible in the distance.

8. LA PESCA DE *Zidona dufresnei* **EN LA BAHÍA SAN ANTONIO**

8.1. INTRODUCCIÓN

Los moluscos marinos son los invertebrados más importantes en las pesquerías del mundo. Las clases de moluscos explotadas son Cephalopoda, Bivalvia y Gastropoda. Los últimos representan el 2% de las pesquerías de moluscos a nivel mundial y varias de sus especies, como *Haliotis* spp., *Strombus* spp., *Busycon* spp. y *Concholepas concholepas*, tienen un alto valor económico en los mercados internacionales, y desempeñan importantes roles sociales en la pesca artesanal y de pequeña escala (Leiva y Castilla, 2002).

Desde la década del 80, en la Argentina existe una intensa actividad pesquera de moluscos. Particularmente, los volutidos son capturados por la flota de arrastre de fondo y generalmente considerados fauna acompañante. Antes de 1985, las estadísticas pesqueras registraban bajos desembarques de volutidos. Su récord, de más 700 t, fue obtenido entre 1986 y 1987. Entre 1991 y 1994 las capturas nacionales oscilaron entre 127 y 397 t anuales (Lasta *et al.*, 1998). Casi con exclusividad entre los volutidos, durante las últimas décadas, *Zidona dufresnei* ha sido sometido a una explotación comercial no regulada, tanto en la Argentina como en Uruguay. Los rendimientos en carne de los adultos de esta especie desembarcados en los puertos de Mar del Plata y La Paloma fueron estimados en conjunto en 1.300 toneladas anuales (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca www.minagri.gob.ar/SAGyA/pesca/index.php en Torroglosa y Giménez, 2010).

Además de *Z. dufresnei*, otros volutidos como *Adelomelon beckii*, *Adelomelon ancilla* y *Odontocymbiola magellanica* han sido identificados como recursos potenciales y en las últimas décadas han sido capturados ocasionalmente por los marisqueros (para consumo familiar o para su venta en casas de comida locales) en ciudades turísticas norpatagónicas (Ciocco, 1995; Ciocco, 1998; Bigatti y Ciocco, 2008).

Las pesquerías de moluscos bentónicos en el Golfo San Matías presentan una significativa importancia socio-económica (Narvarte *et al.*, 2007). Entre las especies sometidas a explotación se encuentra la de el pulpito patagónico *Octopus tehuelchus*, el caracol globoso (*Buccinanops globulosus*), la almeja púrpura (*Amiantis purpurata*), el mejillón (*Mytilus edulis platensis*), la cholga (*Aulacomya atra*), la vieira (*Aequipecten tehuelchus*) y la panopea (*Panopea abbreviata*). En el caso de la Bahía San Antonio, *Zidona dufresnei*, se localiza en hábitats de aguas someras, de fondos arenosos con

Capítulo 8

disponibilidad de cantos rodados y esponjas, sobre el canal principal de acceso a la bahía y en canales interiores cercanos al Puerto de San Antonio Este. En este sitio, la especie soporta una pesquería artesanal de tipo familiar, durante la temporada estival, desde hace más de 30 años (Narvarte *et al.*, 2007).

La pesquería se desarrolla en la zona intermareal utilizando ganchos similares a los empleados para la extracción de pulpito patagónico (Narvarte *et al.*, 2007; Storero *et al.* 2010). Se trata de una extracción asociada íntimamente a la pesquería artesanal del pulpito, la única del golfo que se ha desarrollado sin interrupciones desde hace más de 60 años. Esta actividad extractiva involucra directamente a un gran número de personas durante la temporada estival, y su componente humano ha sido descrito como de bajo nivel socioeconómico en lo que respecta a la dimensión humana de la pesquería (Iribarne, 1991; Narvarte, 2006). Los pulperos: son recolectores costeros que realizan la zafra anual de pulpito utilizando como único arte de pesca un gancho de hierro y que, generalmente comercializan sus capturas diarias a través de un acopiador, aunque un número importante de ellos trabaja en forma independiente (Narvarte *et al.*, 2009). En la Argentina, en particular, en los últimos años algunas especies que eran capturadas sólo para consumo directo, se han convertido en un recurso básico de los mercados regionales; pudiéndose citar como ejemplo el caracol *Buccinanops globulosum*, que forma parte de la variada canasta de mariscos ofrecida en el mercado oriental de Buenos Aires (Narvarte, 2006). El incremento en la explotación de los caracoles es alarmante si se considera que está ocurriendo en ausencia de información biológica esencial.

Actualmente no existen estadísticas pesqueras de la captura de *Z. dufresnei* en el Golfo San Matías, y sólo puede contarse con alguna información consultando directamente con los pescadores, que tampoco están registrados como tales.

Los objetivos de este capítulo fueron:

- describir la modalidad extractiva de la pesquería de *Z. dufresnei* en la Bahía San Antonio,
- analizar las temporadas de pesca entre los años 2003 y 2008 en relación a las capturas y el rendimiento de un pescador experimentado,
- evaluar las características de la pesquería en relación a los parámetros bio-ecológicos abordados en los capítulos 3 a 6 de la presente tesis.

8.2. MATERIALES Y MÉTODOS

A partir de datos suministrados por un pescador ("*log-book*" o cuaderno de bitácora) se analizaron seis temporadas de pesca entre los años 2003 y 2008. Los datos incluyeron el día de pesca y el número de caracoles colectados diariamente. Además se acompañó al pescador durante 15 jornadas de pesca entre octubre de 2005 y agosto de 2007. En cada salida, se realizaron transectas y a una distancia de 1,5 m a cada lado de la transecta se registró la ubicación de cada caracol colectado y cada ovicápsula observada mediante un posicionador satelital (**Capítulo 3**). Las posiciones fueron mapeadas a fin de identificar el grado de agrupamiento de la distribución del caracol y de las ovicápsulas. Se tomaron muestras de las capturas. Los individuos fueron medidos, pesados y sexados. Dado que el pie (o suela) es la única parte blanda del animal con importancia comercial, de cada ejemplar se extrajo el pie, el cual fue pesado para calcular posteriormente el rendimiento promedio individual, mediante la fórmula:

$$\text{Rendimiento} = (\text{Peso del pie} / \text{Peso total}) * 100$$

Este rendimiento fue comparado entre sexos para la captura total del periodo de estudio, mediante un test de t previa transformación de los datos mediante arcsen de la raíz. Para evaluar si existía relación entre altura de la marea y la captura, los datos de altura de marea de cada salida se obtuvieron del sitio web: http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/Tmareas/Form_Tmareas.asp.

8.3. RESULTADOS

8.3.1. Caracterización de la pesquería

La recolección de los caracoles se lleva a cabo en la zona intermareal, durante la marea baja, con el uso de gancho pulpero o a través de buceo en aquellas salidas en que la marea es de escasa amplitud. La zona de colección de los ejemplares se encuentra en el banco conocido como Baliza Cangrejal ubicado entre el Puerto de San Antonio Este y la fábrica ALPAT S.A. (**Figs. 8.2 y 8.3**) dentro del Área Natural Protegida Bahía San Antonio, a la que se puede acceder mediante una embarcación. Como se mencionara antes, el pescador captura al caracol fino como fauna

acompañante de la pesca del pulpito patagónico, especie de gran importancia local durante la temporada estival y turística de la zona.

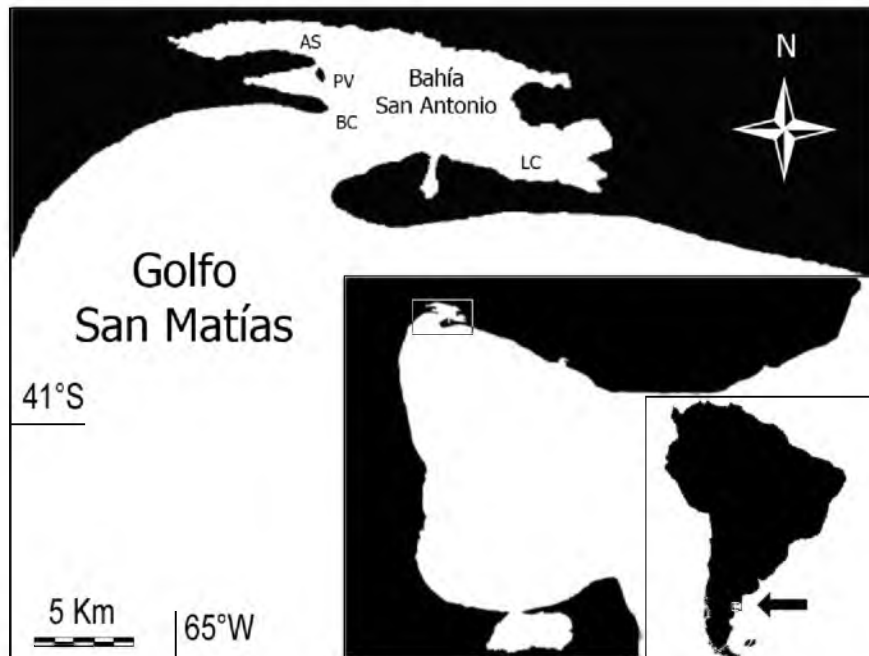


Figura 8.2. Mapa de la Bahía San Antonio, Golfo San Matías, Río Negro. Se muestran tres zonas tradicionales de pesca. AS: El Arbolito de Salas, BC: Baliza Cangrejal, LC: La Cuadra.

La pesca comienza aproximadamente una hora antes de la marea baja y se continúa, si la altura de marea lo permite, por una hora más (en días de viento sur, la tarea termina antes porque el momento de estoa dura escasos minutos). El pescador recorre la zona colectando pulpos en restingas naturales o de refugios artificiales colocados por los mismos pescadores, con un gancho de hierro (30-40 cm de largo) y ocasionalmente va colectando caracoles cuando los encuentra a lo largo del recorrido. El caracol claramente se encuentra en determinadas zonas específicas del recorrido. Esto pudo observarse en todas las estaciones del año, y se puede apreciar en la **Figura 8.4**, en la que se han filtrado los datos de pulpito y se dejaron únicamente los puntos del recorrido donde se hallaron caracoles u ovicápsulas. En general el pescador utiliza la misma zona de pesca y realiza el recorrido de la misma forma. Evidentemente hay un

sector donde la densidad de caracol aumenta en las estaciones de primavera y verano (**Capítulo 3**) y es el mismo sector donde además se observaron hembras oviponiendo.



Figura 8.3. a y b. Imágenes del sector intermareal de Baliza Cangrejal dentro de la Bahía San Antonio en la zona de pesca.

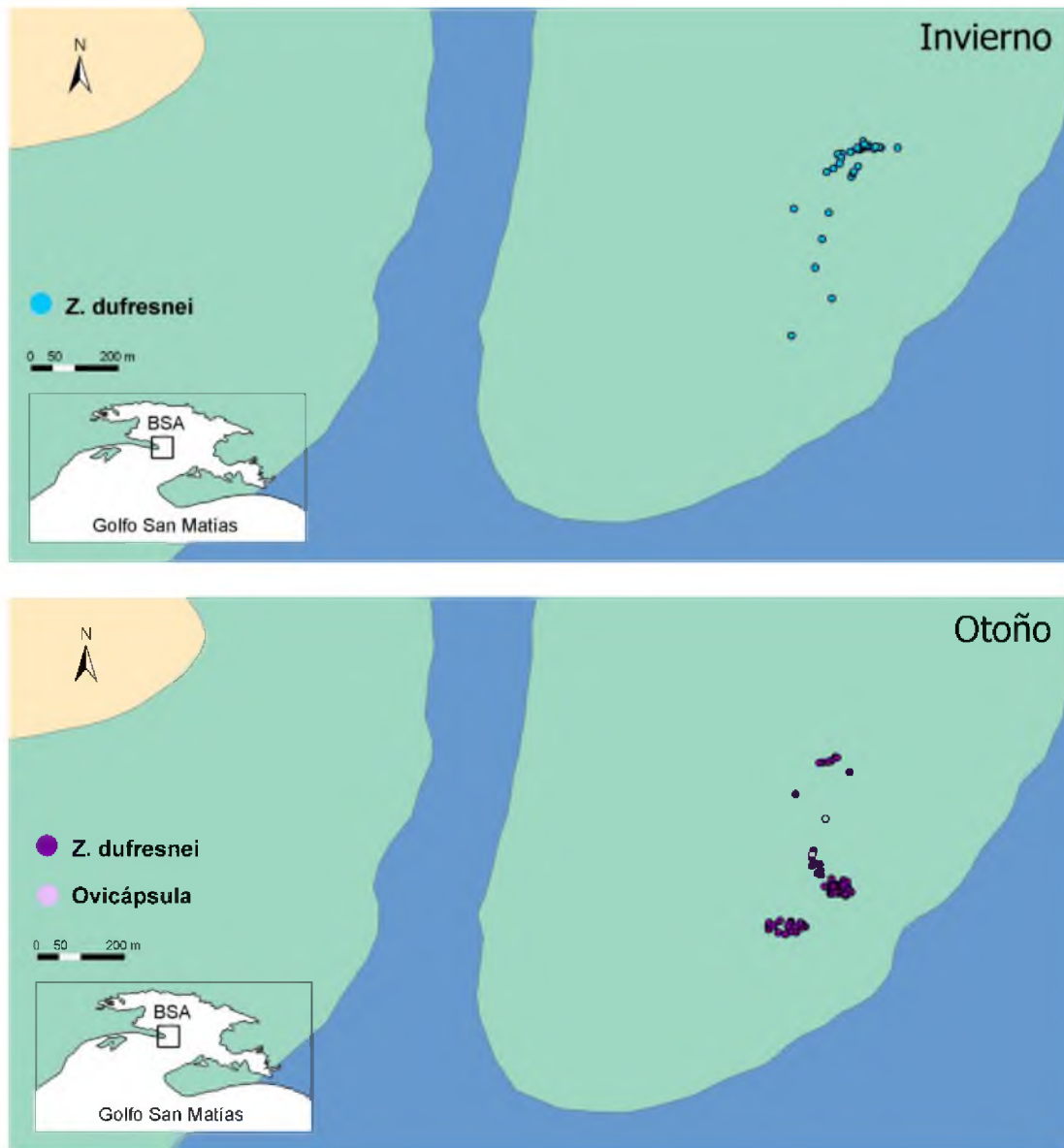


Figura 8.4. Mapas de los recorridos de un pescador dentro la Bahía San Antonio durante las estaciones invierno, otoño, primavera y verano de los años 2005 a 2007.

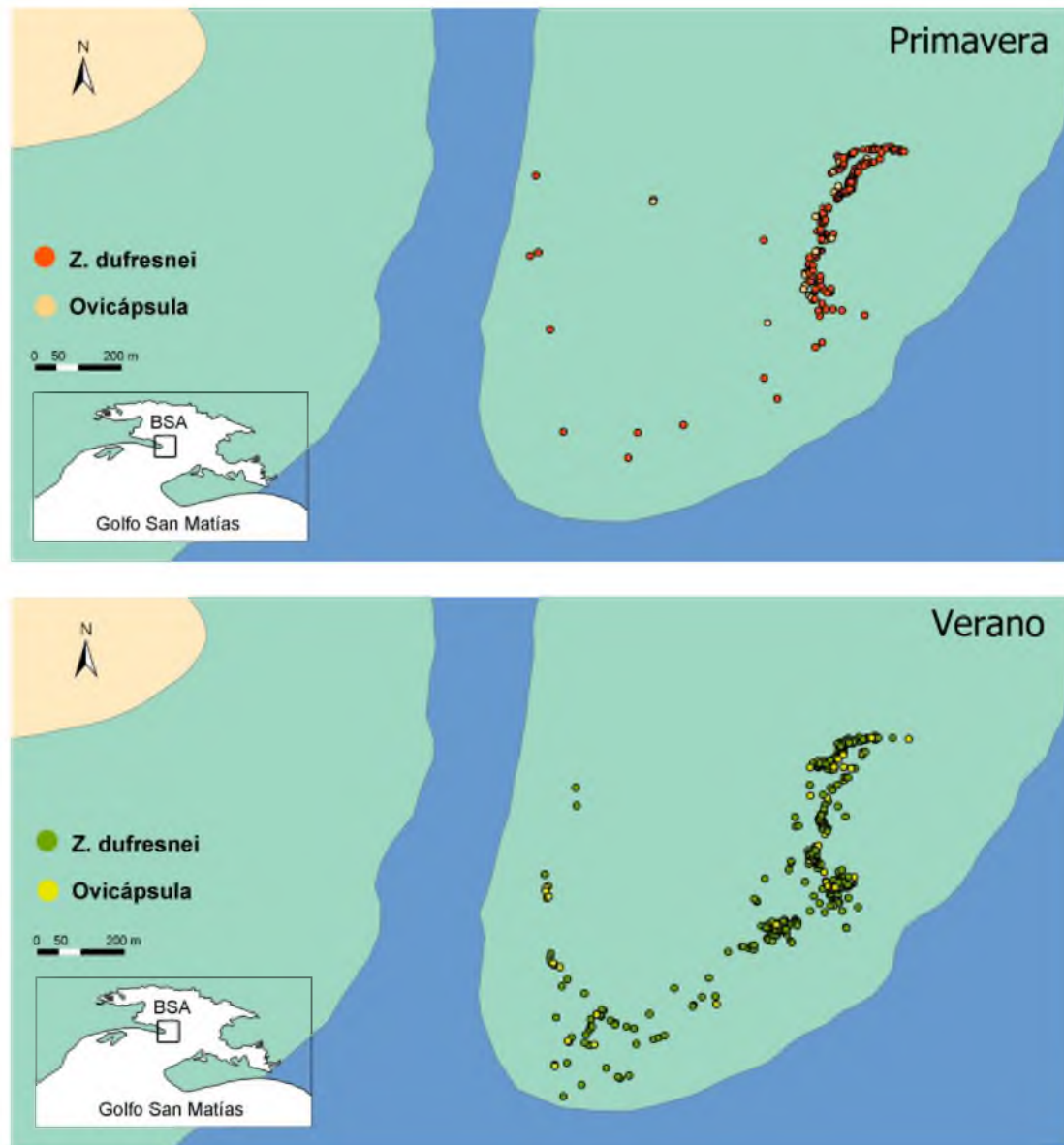


Figura 8.4. Continuación

De acuerdo a las anotaciones personales del pescador, el período de pesca abarca fundamentalmente los meses que van de noviembre a mayo, con salidas ocasionales en los meses invernales (**Fig. 8.5**). De hecho, las salidas realizadas durante otoño e invierno de 2007-2008 (las únicas que registran alguna captura en meses fríos) corresponden a los muestreos realizados para esta tesis. El número de salidas por mes varió entre 1 y 8. La mayor captura diaria fue de 503 ejemplares (en el mes de mayo

de 2005) y la menor de 8 ejemplares (agosto 2007). En la temporada invernal el número de las capturas baja considerablemente (**Fig. 8.5**).

En la **Figura 8.6** se detallan las capturas promedio mensuales de los años analizados. Como puede verse en la **Figura 8.7** no existe una relación entre la captura y la altura de marea. Las capturas se hicieron en todas las alturas de marea, sin embargo, predominaron en aquellas de mediana altura (1-1,5 m, que son las más frecuentes en cada mes).

A partir de muestras de las salidas se observó que el rango de tallas estuvo comprendido entre 77,6 y 128,6 mm, ambos sexos exhiben el mismo rango de tallas (**Fig. 8.8**). El año 2004 fue el de mayor captura con un total de 2.720 caracoles obtenidos en 36 salidas realizadas a lo largo de siete meses (**Fig. 8.9**). Si se compara sólo el periodo de verano de todas las temporadas, el año 2004 fue también el que tuvo capturas récord. La ausencia de datos en marzo 2007 se debe a que no se pudo salir con el pescador.

De cada caracol, se aprovecha comercialmente el pie (que es vendido por kilo) y la concha (que se ofrece como suvenir en ferias regionales). El peso del pie varió en machos entre 6,2 y 32,5 g ($N = 173$) y en hembras entre 3,9 y 47,3 g ($N = 247$). El peso promedio del pie en los machos fue de 13,85 (± 43) g y en las hembras de 13,43 ($\pm 4,78$) g. El rendimiento promedio fue de 38,67 ($\pm 14,37$) para las hembras y 34,78 ($\pm 13,11$) para los machos. Se hallaron diferencias significativas en el rendimiento del pie entre sexos ($t_{422} = 2,67$, $p = 0,008$), que no tendrían significado desde el punto de vista comercial.

Capítulo 8

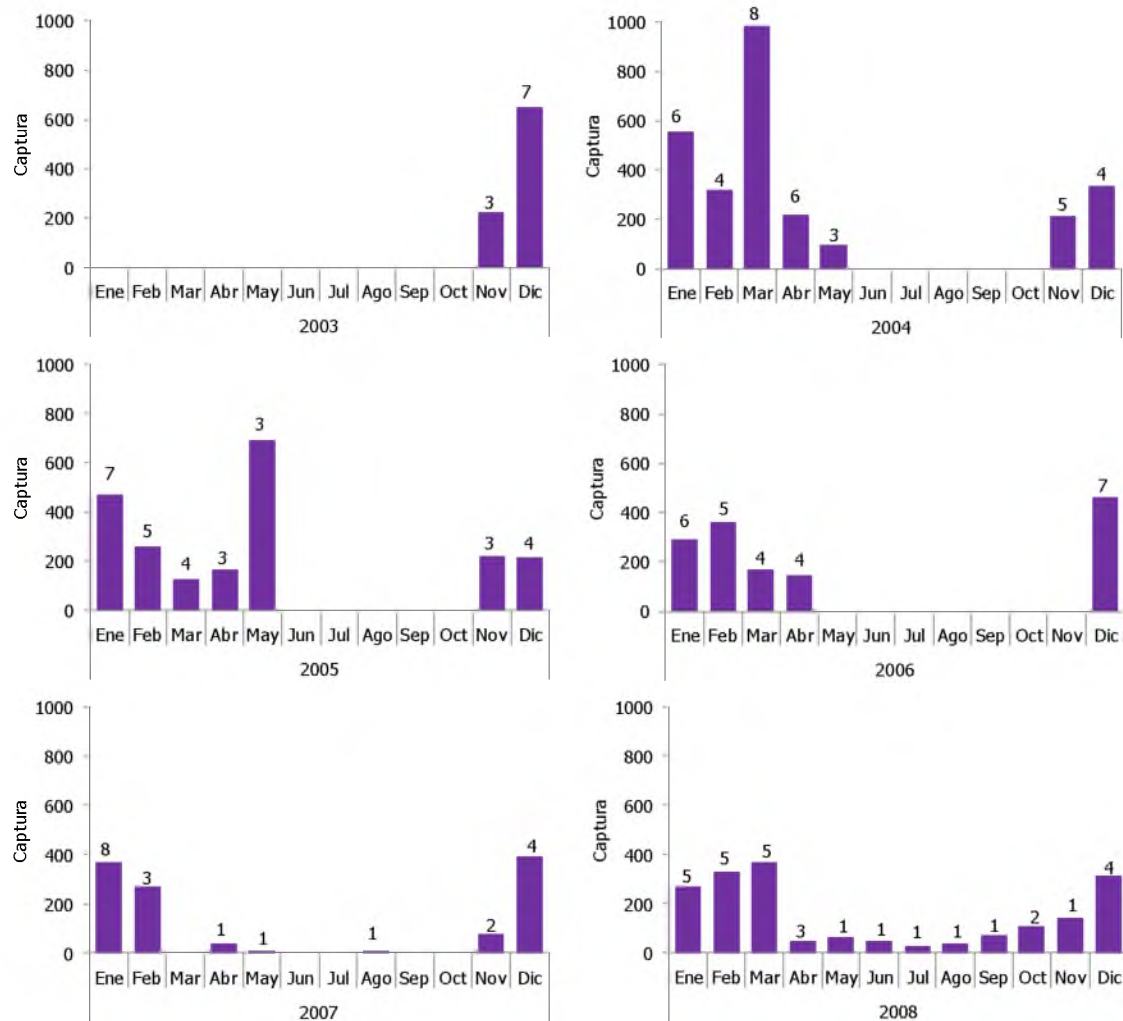


Figura 8.5. Captura (número de individuos) mensual de los años analizados. El número sobre las barras indica el número de salidas del pescador.

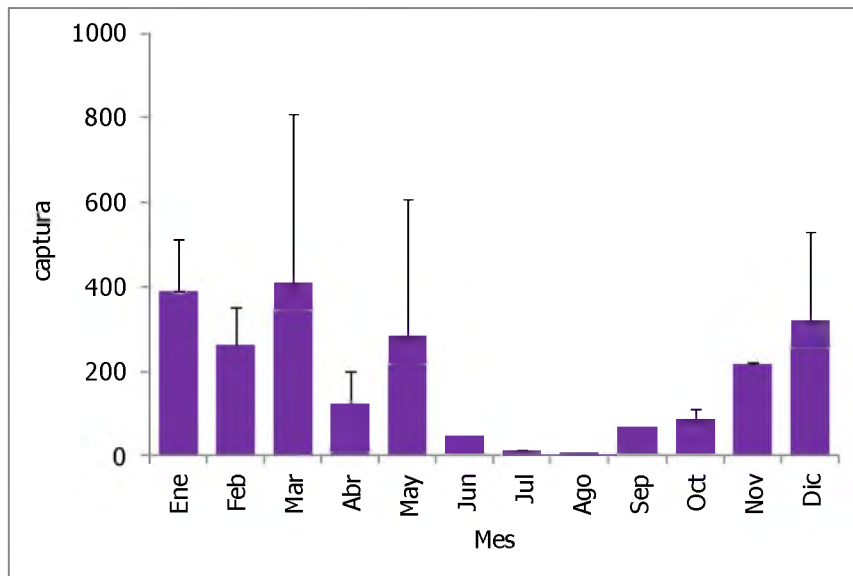


Figura 8.6. Captura (número de individuos) promedio mensual de los meses de pesca de *Zidona dufresnei* en la Bahía San Antonio.

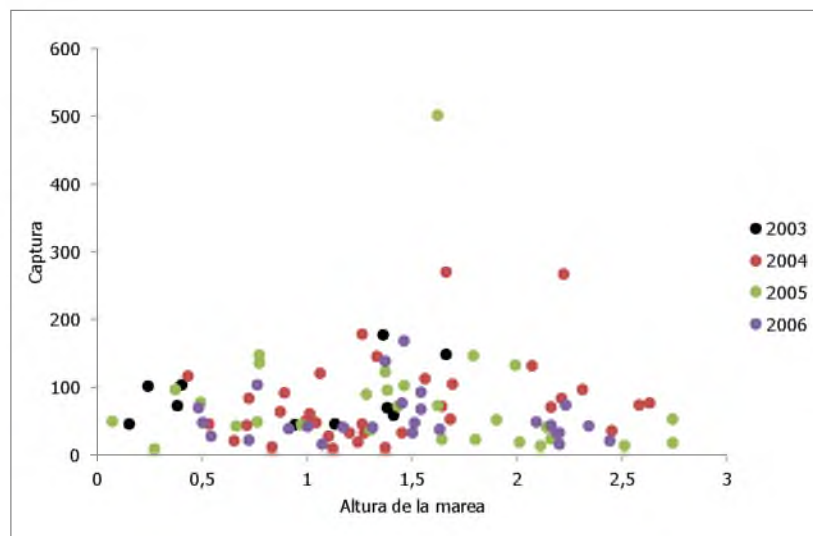


Figura 8.7. Capturas totales en función de la altura de la marea de cada salida de pesca.

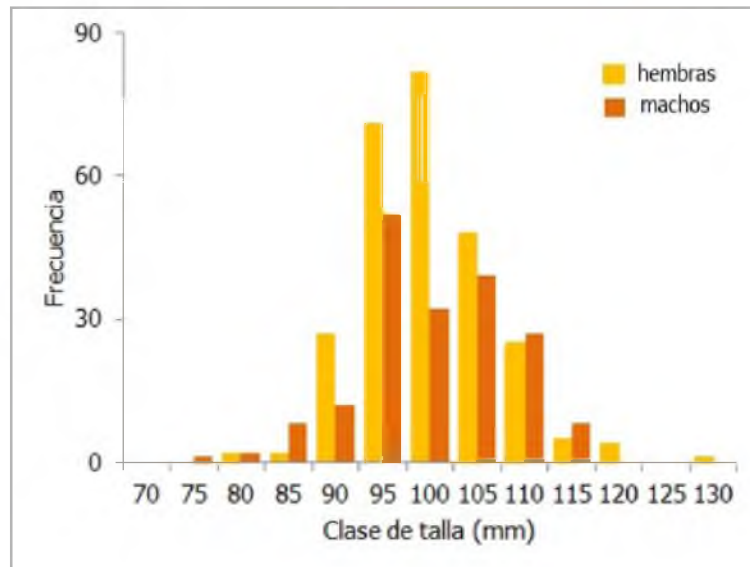


Figura 8.8. Distribución de frecuencias de tallas de las capturas de *Zidona dufresnei*.

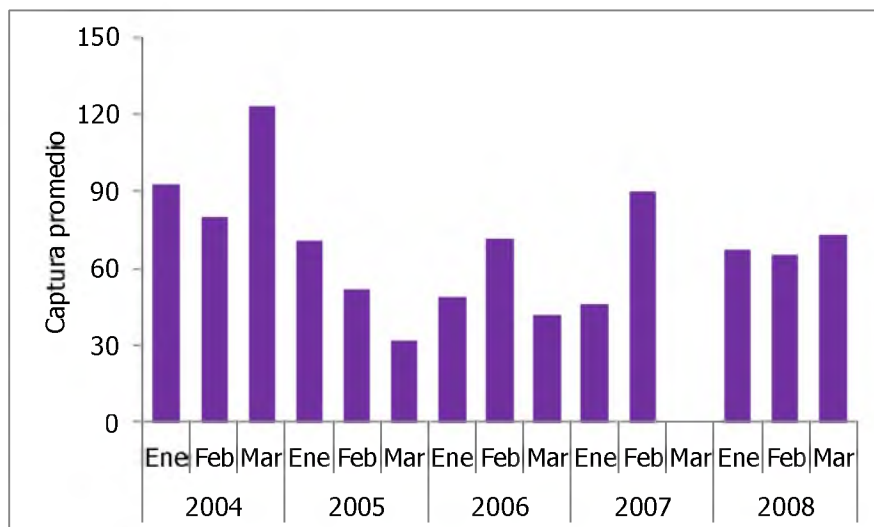


Figura 8.9. Captura promedio mensual del número de individuos / número de salidas de *Zidona dufresnei* de los meses correspondiente al verano entre los años 2004 y 2008.

8.4. DISCUSIÓN

En el Golfo San Matías *Zidona dufresnei* es la especie de volútido más representativa en la fauna acompañante de la pesquería industrial de arrastre, dirigida a la captura de la merluza común (Programa de Observadores Pesqueros, sin publicar). Esta especie aparece junto con otras especies de volútidos en la categoría de “otros” en las estadísticas pesqueras de la provincia de Río Negro (Estadísticas de Pesca del Departamento de Policía de Pesca), en parte por el desconocimiento general de la variedad de especies de estos grandes caracoles, y en parte porque su presencia en las capturas es esporádica e irregular. Durante una campaña de relevamiento de especies bentónicas en la zona norte del GSM con rastra, un arte de pesca tradicionalmente usado en la pesquería de recursos bentónicos a más de 20 m de profundidad, la zona con mayor presencia de esta especie fue la aledaña a Caleta de los Loros donde la densidad de *Z. dufresnei* fue estimada en 0,76 caracoles 100 m⁻² (Narvarte y Morsan, 2000). En la BSA esta especie se distribuye en los sectores intermareal y submareal somero donde es objeto de pesca por parte de familias locales, desde las playas más cercanas a la ciudad de San Antonio Oeste, como los son AS y PV, hasta BC o LC (**Figura 8.2**), donde es necesario contar con una embarcación para llegar, sobre todo para LC que se encuentra aproximadamente 15 km de navegación desde la ciudad de San Antonio Oeste. A la fecha, no existen registros oficiales de dichas capturas. En el presente capítulo se utilizaron los datos de capturas cedidos por un pescador experimentado quien colecta el 90% de las capturas de esta especie (y lleva un cuaderno donde registra sus capturas) lo que posibilitó tener acceso a buena información de la pesquería.

Un recolector adiestrado puede extraer más de 500 individuos en una salida de pesca. La mayor parte de estos individuos se encuentran enterrados, y una mínima fracción se captura mientras los caracoles se desplazan o se hallan semi o completamente desenterrados.

Del caracol sólo se consume el pie. Según Giménez *et al.* (2005) éste representa el 60% del peso total del cuerpo para la población de la costa bonaerense, en cambio para la población aquí estudiada representa el 38,67% para las hembras y el 34,78% para los machos. Estos resultados se asemejan más a los hallados para

Capítulo 8

Odontocymbiola magellanica y *Adelomelon ancilla*, especies en las que el pie representa aproximadamente 40- 45 % (Bigatti y Ciocco, 2008).

Dado que las tallas de los caracoles son similares entre sexos, el pescador no puede reconocerlos como para realizar la extracción de alguno de ellos con alguna preferencia. En cierta medida, en el contexto actual de manejo de pesquerías que considera la conservación del balance ecológico general y no el de la especie blanco (García *et al.*, 2011) la pesca de ambos sexos de *Z. dufresnei* no implicaría un desbalance poblacional. Sin embargo, el enfoque tradicional de manejo de pesquerías, estuvo orientado a un manejo selectivo, tanto de tallas como de sexos.

En los cuatro sitios nombrados anteriormente durante la realización de la presente tesis se ha observado una distribución en parches de los individuos y ovicápsulas. Es reconocido en la literatura internacional que individuos de varias especies se benefician de la presencia de individuos de la misma especie, fenómeno conocido como efecto *Allee*, definido como la relación positiva existente entre cualquier componente del *fitness* o eficacia biológica de un individuo y la densidad de sus coespecíficos (Stephens *et al.*, 1999; Stoner *et al.*, 2000; Levitan y McGovern, 2005). Las agregaciones de individuos de *Z. dufresnei* observadas dentro de la bahía podrían responder a este fenómeno pudiendo estar relacionadas con la posibilidad de encontrar pareja, o de dejar descendencia en forma grupal, dada la baja densidad de esta especie. Esta característica de formar grupos en determinados momentos, ha sido corroborada también para la población de caracol fino de profundidad dentro del Golfo San Matías (Campaña REDE; González, Comunicación personal) como así también en otros volutidos como *Odontocymbiola magellanica* (Bigatti, 2005), *Adelomelon ancilla* (Penchaszadeh y Segade, 2009; Zabala, 2013) y *Voluta musica* (Peralta, 2012).

A la ausencia de dimorfismo sexual (cuando las hembras no tiene desplegado el pie como para que se observe la glándula pedal) (**Capítulo 3**), se debe sumar el crecimiento rápido de los individuos de esta población en sus primeros años (**Capítulo 4**) que permiten al pescador tener acceso a individuos de tallas correspondientes a ejemplares maduros desde el punto de vista reproductivo.

Cuando una especie es explotada a través de la explotación de otra, una disminución en su población no actúa como un incentivo económico para reducir su explotación, cuyo manejo es orientado hacia la especie objetivo. Esto ha llevado a problemas de

conservación en especies que manifiestan efecto *Allee*. Por ej., en el Mar de Irlanda, al menos cuatro especies de rayas y tiburones han sido explotadas hasta su extinción, habiendo sido parte de la captura incidental de la pesca del bacalao, el lenguado y otras especies de valor comercial (Dulvy *et al.*, 2003). La captura de *Z. dufresnei* asociada a la pesquería artesanal del pulpito patagónico, en combinación con la característica de baja densidad poblacional ($0,067$ caracoles m^{-2} , **Capítulo 3**) y una distribución en parches, sumado al modo de desarrollo directo, hacen de este caracol una especie vulnerable, por lo que resulta trascendental evaluar específicamente el potencial pesquero de esta especie y establecer un plan manejo para su extracción.

Durante el año 2008 el pescador salió específicamente para caracol fino siendo las capturas durante el invierno relativamente bajas respecto de las de verano. Esta disminución en las capturas invernales posiblemente se deba a la floración de algas dentro de la BSA (Martineto *et al.*, 2010; 2011; Teichberg *et al.*, 2010), que dificulta encontrar los individuos enterrados, o a la altura de la marea real (no de tabla) que impidiera el descubrimiento del sector de pesca, o alternativamente a que los caracoles se encuentren a más profundidad en esa época del año.

A pesar de que en este estudio no se pudo determinar un LT50 para las hembras (**Capítulo 5**), se sugiere considerar la talla promedio de las hembras observadas oviponiendo (98,34 mm, **Capítulo 5**) y determinar entonces como medida precautoria una talla mínima de captura de 100 mm (equivalente a una edad de 8 años, **Capítulo 4**). Esta talla es bien diferente de la talla propuesta por Giménez y Penchazsadeh (2003) de 160mm para esta especie en aguas bonaerenses y de la talla de 150 mm sugerida por Fabiano *et al.* (2000) para la población de Uruguay. Cabe mencionar que estos autores propusieron dicha talla sin realizar estudios previos de biología reproductiva. La importancia de conocer la biología reproductiva asociada al crecimiento se refleja claramente en este trabajo, donde a partir del estudio histológico de la gónada sumado a las observaciones realizadas en ambiente natural permiten proponer (tal vez con pocas chances de éxito como medida de manejo) una talla específica de captura para la población de la BSA en el GSM.

Teniendo en cuenta la presencia de esta especie en el sector intermareal de la BSA, varias amenazas han sido detectadas. En primer lugar, la accesibilidad al recurso por parte de los pescadores, y principalmente durante el período reproductivo, cuando

justamente existe una mayor probabilidad de hallar las hembras en el momento de la ovipostura (éstas son las más expuestas, y por lo tanto visibles). La presencia de basura en la costa (como pasa en otras ciudades norpatagónicas con basureros a cielo abierto) hace que las gaviotas (*Larus dominicanus*) estén siempre sobrevolando la costa en busca de alimento, y son fuertes predadoras de este caracol dentro de la bahía (Monetenegro, Comunicación Personal). Asimismo, la presencia de ovicápsulas en el intermareal en la época estival, hacen pensar en un alto riesgo de que sean aplastadas por los recreacionistas, lo que aumenta la vulnerabilidad de esta especie teniendo en cuenta su baja fecundidad (**Capítulos 5 y 6**). Por último, la principal amenaza que se avizora es el potencial dragado de la zona portuaria e industrial en el interior de la Bahía San Antonio (que como se dijo, presenta una dinámica especial dada por la gran amplitud de marea), ya que tanto la empresa productora de carbonato de calcio ALPAT S.A. (sobre el canal de acceso a la bahía) como el puerto de San Antonio Este (sobre la margen Este) están situados en la principal zona de distribución de la especie.

El conocimiento de la estructura poblacional, el patrón de crecimiento individual, la mortalidad natural, la reproducción y el reclutamiento es indispensable para sugerir medidas para la conservación de los efectivos pesqueros (Bigatti y Ciocco, 2008). Debido a que esta pesquería se desarrolla principalmente en la época reproductiva y sin ningún tipo de control es indispensable contar con información adecuada para desarrollar pautas de manejo de la pesquería. En la presente tesis se estudiaron varios de tales aspectos, y aunque el objetivo no fue realizar una evaluación exhaustiva del potencial pesquero de la especie, los resultados alcanzados permiten sugerir algunas medidas específicas con un enfoque precautorio:

- limitar el acceso de permisionarios a determinadas áreas dentro de la bahía, dejando sectores libres de pesca,
- pescar solo ejemplares a partir de una talla de 100 mm para ambos sexos teniendo en cuenta la dificultad de distinguir los sexos en el campo,
- concientizar a la población local y a los turistas para que no recojan hembras que se encuentran oviponiendo ni aplasten ovicápsulas durante el período estival, momento en cual esta especie se está reproduciendo en la BSA,

Capítulo 8

- llevar un historial de las capturas, de manera tal de tener acceso a una estadística pesquera actualizada y confiable que permita realizar el seguimiento de la pesquería,
- realizar estudios periódicos de parámetros biológicos completos que permitan analizar el estado de la población.
- Incorporar estas medidas en los planes operativos anuales del ANPBSA.

Las medidas de manejo aquí planteadas no pretenden ser consideradas como la estrategia de manejo para esta especie, sino que consisten en sugerencias de manejo precautorio, concretas y realizables en el corto plazo.

9. CONCLUSIONES GENERALES



9. CONCLUSIONES GENERALES

A través de los estudios realizados en condiciones naturales y de laboratorio para llevar a cabo esta tesis doctoral, se ha podido avanzar en el conocimiento de la historia de vida de *Zidona dufresnei* abarcando el estudio de la biología reproductiva, el desarrollo temprano, el crecimiento individual y la pesquería de esta especie de volútido de la Bahía San Antonio (Golfo San Matías, provincia de Río Negro) con ciertas particularidades exclusivas.

De acuerdo con los objetivos planteados para esta tesis se ponen de manifiesto resultados que llevan a las siguientes conclusiones:

- La estructura de tallas que se obtuvo en este estudio incluyó organismos entre 66,65 y 128,62 mm en las hembras y entre 65,57 y 124,15 mm en los machos, la falta de individuos pequeños estaría relacionada con el hábito críptico de esta especie, donde los individuos viven enterrados en el sustrato la mayor parte del tiempo.
- La proporción de sexos en el período de estudio no difirió significativamente de 1:1. No existe dimorfismo sexual a nivel de la concha. Si bien a nivel estadístico se observó que las hembras son más anchas, largas y pesadas que los machos, a simple vista esta diferencia no es evidente. Por lo tanto sólo la presencia de la glándula pedal anterior en las hembras, observable cuando el pie se encuentra relajado, es una buena característica para diferenciar macroscópicamente los dos sexos. Lamentablemente en el campo no es fácil poder ver claramente este detalle por que los ejemplares al ser recolectados inmediatamente se retraen dentro de la concha.
- Los individuos de esta población son heterogéneos en cuanto a sus características morfogravimétricas, hecho que podría estar relacionado con variaciones ambientales extremas que debe soportar esta población en las aguas someras de la BSA durante todo el año, o con una presión selectiva por depredadores que favorece un rápido crecimiento en largo.
- La densidad de organismos dentro de la BSA es baja, la misma varió entre 0 y 20 individuos cada 300m² (0 – 0.067 caracoles m⁻²) dependiendo de la estación del año, siendo en la estación reproductiva (estación cálida) cuando se hallaron

densidades más altas. Esto podría estar relacionado con las hembras que deben desenterrarse para depositar las ovicápsulas siendo más factible hallarlas que a los individuos enterrados. Existiría una distribución en parche en los individuos de esta especie dentro de la Bahía San Antonio.

- Los individuos de esta población alcanzarían una edad máxima de 13 años, siendo menos longevos que otros volútidos presentes en el Mar Argentino y que los individuos de su propia especie en aguas más profundas y a menor latitud. Otra característica diferencial es el crecimiento más rápido durante los dos primeros años observados en esta población. El modelo de von Bertalanffy describió adecuadamente el crecimiento poblacional de *Z. dufresnei* y sus parámetros fueron L_{inf} 100,42 y k 0,52. Se alcanzaría la talla máxima (talla asintótica) alrededor de los 5/6 años.
- La presencia de hembras oviponiendo entre agosto y abril demuestra, junto con las observaciones histológicas, que esta especie en la BSA se reproduce desde finales de invierno hasta principios del otoño. La oviposición es continua a lo largo de la temporada reproductiva.
- Los análisis histológicos de la gónada femenina revelan una baja fecundidad, evidenciada por la baja cantidad oocitos maduros observados en los cortes histológicos, a pesar de observarse actividad gametogénica a lo largo de todo el año. Asimismo durante todo el año se observaron células compatibles con fagocitos en la gónada de ambos sexos.
- A nivel histológico no habría reposo reproductivo en ninguno de los sexos.
- No pudo determinarse por el método de regresión logística comúnmente aplicado en caracoles el LT50 para la población estudiada. Sin embargo la proporción de hembras maduras aumento de 78 a 100% a partir de los 85 mm.
- Por primera vez se describe la duración del desarrollo intracapsular de *Z. dufresnei* en condiciones naturales como así también de todos sus estadios. Los juveniles eclosionan luego de aproximadamente 35 días, con una talla promedio de 8,71 mm. La alta salinidad preponderante en la BSA, junto con las altas temperaturas del agua y del ambiente influirían sobre el desarrollo intracapsular reduciéndolo a un corto período de aproximadamente un mes. Este período intracapsular es más breve que el señalado para esta especie en otras latitudes y otras especies de la misma familia.

- Las dimensiones de las ovicápsulas son similares a las descritas para esta especie en aguas bonaerenses como así también el número de huevos depositados en su interior. La mayor tasa de crecimiento de los embriones tiene lugar en el estadio de velíger donde ingieren toda la sustancia nutritiva que se encuentra a su alcance con la ayuda del velo ciliado.
- Las ovicápsulas de *Z. dufresnei* están expuestas a una alta presión de depredación en ambiente natural. Los experimentos de laboratorio permitieron identificar tres depredadores, *Tegula patagonica*, *Neohelice granulata* y *Chaetopleura isabellei*. En el ambiente natural la mayor parte de las cápsulas mostraron evidencia de la depredación por *C. isabellei*.
- Esta especie soporta una pesquería de tipo familiar durante la época estival. Un pescador experimentado puede capturar más de 500 individuos en una jornada de pesca, siendo esta especie capturada como fauna acompañante durante la pesca del pulpito patagónico.
- Por el patrón de crecimiento obtenido en los ejemplares recolectados, se estarían pescando individuos de 2/3 años de edad. Individuos que posiblemente desde el punto de vista reproductivo sean inmaduros.
- A partir de los resultados obtenidos, y debido a que esta especie se explota localmente sin ningún tipo control, se recomienda que se elabore una estrategia de manejo que garantice la sustentabilidad del recurso, considerando las características biológicas y poblacionales propias de esta población particular y articulada con la pesca del pulpito.
- Para finalizar, los individuos de la población estudiada de *Z. dufresnei* en la BSA, debido a que presentan desarrollo directo, podría tratarse de un enclave poblacional adaptado a las condiciones particulares de la bahía, encontrándose en el litoral-submareal somero, con un estructura de tallas diferente, menor a la conocida para otras localidades de la costa atlántica y presentando un crecimiento más rápido en los primeros años pero siendo una población menos longeva.

10. BIBLIOGRAFÍA

Aliotta S, Schnack EJ, Isla FI, Lizasoain GO (2000) Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen macromareal. Revista Asociación Argentina de Sedimentología 7 (1-2): 95-107.

Alvarez Perez JA, Cordella de Aguiar D, Teixeira dos Santos JA (2006) Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off Southern Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 49 (5): 747-755.

Arrighetti F, Penchaszadeh PE (2010) Gametogenesis, seasonal reproduction and imposex of *Adelomelon beckii* (Neogastropoda: Volutidae) in Mar del Plata, Argentina. Aquatic Biology 9: 63-75.

Arrighetti F, Brey T, Mackensen A y Penchaszadeh PE (2011) Age, growth and mortality in the giant snail *Adelomelon beckii* (Broderip, 1836) on the Argentinean shelf. Journal of Sea Research 65: 219-223.

Arrighetti F, Teso V, Brey T, Mackensen A y Penchaszadeh PE (2012) Age and Growth of *Olivancillaria deshayesiana* (Gastropoda: Olividae) in the Southwestern Atlantic Ocean. Malacologia 55(1): 163-170.

Averbuj A, Bigatti G, Penchaszadeh PE (2010) Gametogenic cycle and size at first maturity of Patagonic edible snail *Buccinanops cochlidium* from Argentina. Marine Biology 157: 2229-2240.

Aubone A, Wohler OC (2000) Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. INIDEP Informe Técnico 37. 21pp.

Avaca MS, Narvarte M, Martin P (2012) Size-assortative mating and effect of maternal body size on the reproductive output of the nassariid *Buccinanops globulosus*. Journal of Sea Research 69: 16-22.

Avaca MS, Narvarte M, Martín P (2013) Age, growth and mortality in *Buccinanops globulosus* (Gastropoda: Nassariidae) from Golfo Nuevo (Argentina). Marine Biology Research 9 (2): 208-219.

Bibliografía

- Ayçaguer C (2002)** Anatomía de volutas del Atlántico Sudoccidental: anatomía general y del sistema reproductor de *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Neogastropoda: Volutidae). Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 8 (76-77): 159-180.
- Barroso CM, Moreira MH, Richardson CA (2005)** Age ad growth of *Nassarius reticulatus* in the ria de Aveiro, north-west Portugal. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85: 151-156.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006)** Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell, Reino Unido.
- Benkendorff K, Davis AR, Bremner JB (2001)** Chemical defense in the eggs masses of benthic invertebrates; an assessment of antibacterial activity in 39 mollusks and 4 polychaetes. Journal of Invertebrate Pathology 78: 109-118.
- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2006)** Multiple Allee effects and population management. Trends in Ecology and Evolution 22 (4): 185-191.
- Bigatti G (2005)** Anatomía, ecología y reproducción del caracol rojo *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) en golfos norpatagónicos. Tesis Doctoral de la Universidad de Buenos Aires, Argentina. 178 pp.
- Bigatti G, Penchaszadeh PE (2005)** Imposex in *Odontocymbiola magellanica* (Caenogastropoda: Volutidae) in Patagonia. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 9 (88): 371-375.
- Bigatti G, Ciocco NF (2008)** Volutid snails as an alternative resource for artisanal fisheries in northern patagonic gulfs: availability and first suggestions for diving catches. Journal of Shellfish Research 27 (2):417-421.
- Bigatti G, Penchaszadeh PE, Cledón M (2007)** Age and growth in *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) from Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. Marine Biology 150: 1199-1204.
- Bigatti G, Marzinelli EM, Penchaszadeh PE (2008)** Seasonal reproduction and sexual maturity in *Odontocymbiola magellanica* (Neogastropoda: Volutidae). Invertebrate Biology 127 (3): 314-326.

Bigatti G, Sacristán H, Rodríguez C, Stortz C y Penchaszadeh PE (2010a) Diet, prey narcotization and biochemical composition of salivary glands secretions of the volutid snail *Odontocymbiola magellanica*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 90 (5): 959-967.

Bigatti G, Giraud-Billoud M, Vega IA, Penchaszadeh PE, Castro-Vazquez A (2010b) The calcareous egg capsule of the Patagonian neogastropod *Odontocymbiola magellanica*: morphology, secretion and mineralogy. Journal of Molluscan Studies 76 (3): 279-288.

Bousefield EL (1955) Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi Estuary. Bulletin of the National Museum of Canada, Biological Series 46 137:168.

Braga de Castro I, Oliveira de Meirelles CA, Matthews- Cascon H, de Almeida Rocha-Barreira C, Penchaszadeh P, Bigatti G (2007) Impossex in Endemic Volutid from Northeast Brazil (Mollusca: Gastropoda). Brazilian Archives of Biology and Technology 51(5): 1065-1069

Brenchley GA (1982) Predation on encapsulated larvae by adults: effects of introduced species on the gastropod *Ilyanassa obsoleta*. Marine Ecology Progress Series 9: 255-262.

Brey T (1990) Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. Meeresforschung 32: 329-343.

Brey T (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook v 01.2. <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/main/.html>

Brey T, Gerdes D, Gutt J, Mackensen A, Starmans A (1999) Growth and age of the Antarctic bryozoan *Cellaria incula* on the Weddell Sea shelf. Antarctic Science, 11: 408-414.

Carcelles A (1944) Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. Revista Museo de la Plata 3: 233-309.

Carranza A, Scarabino F, Ortega L (2008) Distribution of large benthic gastropods in the Uruguayan Continental Shelf and Río de la Plata Estuary. Journal of Coastal Research 24: 161-168.

Bibliografía

Catterall CP, Poiner IR , Kerr J (1992) Impact of dredging of the volute *Cymbiolacca pulchra* and its environment at Heron Island, Greet Barrier Island, Australia. Research Publication Great Barrier Reef Marine Park Authority, Australia 17: 1-26.

Cerrato R M (2000) What fish biologists should know about bivalve shells. Fisheries Research 46: 39-49.

Challier L, Royer J, Pierce GJ, Bailey N, Roel B, Robin, JP (2005) Environmental and stock effects on recruitment variability in the English Channel squid *Loligo forbesi*. Aquatic Living Resources 18: 353-360.

Chatzinikolaou E, Richardson CA (2007) Evaluating the growth and age of the netted whelk *Nassarius reticulatus* (gastropoda: Nassariidae) from statolith growth rings. Marine Ecology Progress Series 342: 169-176.

Chung EY, Kim S, Kim Y (1993) Reproductive ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules, and hatchings of larvae. Korean Journal of Malacology 9: 1-15.

Chung EY, Kim SY (1997) Cytological studies on testicular maturation and cyclic changes in the epithelial cells of the seminal vesicle of the male purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae). Malacological Review 30: 25-28.

Ciocco NF (1995) La marisquería mediante buceo en el golfo San José (Chubut, Argentina). Informes técnicos Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica 2: 1-39.

Ciocco NF, Lasta ML, Bremer C (1998) Pesquerías de bivalvos: mejillón, vieras (tehuélche y patagónica) y otras especies en: El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. (E. Boschi editor). Tomo 2 Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinodermos.

Cledón M (2004) Reproductive biology and ecology of *Adelomelon brasiliana* (Mollusca: Gastropoda) of Buenos Aires, Argentina. Universidad de Bremen (Facultad de Biología y Química). Tesis Doctoral de la Universidad de Bremen, Alemania. 105pp.

Bibliografía

Cledón M, Arntz W, Penchaszadeh PE (2005a). Gonadal cycle in *Adelomelon brasiliiana* (Neogastropoda: Volutidae) population of Buenos Aires province, Argentina. Marine Biology 147: 439-445.

Cledón M, Brey T, Penchaszadeh PE, Arntz (2005b) Individual growth and somatic production in *Adelomelon brasiliiana* (Gastropoda; Volutidae) off Argentina. Marine Biology 147: 447-452.

Cledón M, Theobald N, Gerwinski W, Penchaszadeh, PE (2006) Imposex and organotin compounds in marine gastropods and sediments from the Mar del Plata coast, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86: 751-755.

Clench WJ, Turner RD (1964) The Subfamilies Volutinae, Zidoninae, Odontocymbiolinae and Calliotectinae in the Western Atlantic. Johnsonia 4: 129-179.

Clench W, Turner RD (1970) The family Volutidae in the Western Atlantic. Johnsonia 4 (48): 271-369.

Colgan DJ, Ponder WF, Beacham E, Macaranas J (2007) Molecular phylogenetics of Caenogastropoda (Gastropoda: Mollusca). Molecular Phylogenetics and Evolution 42: 717-737.

Cumplido M, Averbuj A, Bigatti G (2010) Reproductive seasonality and oviposition induction in *Trophon geversianus* (Gastropoda: Muricidae) from Golfo Nuevo, Argentina. Journal of Shellfish Research 29: 423-428.

Cudney-Bueno R, Rowell K (2008) The black murex snail, *Hexaplex nigritus* (Mollusca, Muricidae), in the Gulf of California, Mexico: II. Growth, longevity and morphological variations with implications for management of a rapidly declining fishery. Bulletin of Marine Science 83 (2): 299-313.

D'Asaro CN (1970) Egg capsules of prosobranchs from the Pacific coast of Panama. The Veliger 13 (1): 37-43.

Da Almeida Da Rocha-Barreira C (2003) Desenvolvimento embrionário e larval de *Olivancillaria vesica auricularia* (Lamarck, 1810) (Mollusca, Gastropoda, Olividae) em condições de laboratório. Atlântica, Rio Grande 25 (2): 107-116.

Bibliografía

Daleo P, Escapa M, Isacch JP, Ribeiro P, Iribarne O (2005) Trophic facilitation by the oystercatcher *Haematopus palliatus* Temminck on the scavenger snail *Buccinanops globulosum* Kiener in a Patagonian bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 325: 27-34.

Darragh TA, Ponder WF (1998) Family Volutidae. In Beesley, P.L., G. J. B., Ross, A., Wells (eds.). *Mollusca: Southern Synthesis*. Vol.5 CSIRO Publishing: Melbourne. pp: 833-835.

Davinson, EH (1991) Spatial mechanism of gene regulation in metazoan embryos. *Development*. 113: 1-26.

Davinson EH, Peterson K, Cameron AH (1995) Origin of bilaterian body plans: Evolution of developmental regulatory mechanisms. *Science* 270: 1319-1325.

de Mahieu G, Penchaszadeh PE, Casal AB (1974) Algunos aspectos de las variaciones de proteínas y aminoácidos libres totales del líquido intracapsular en relación al desarrollo embrionario en *Adelomelon brasiliense* (Lamarck, 1811) (Gastropoda, Prosobranchia, Volutidae). *Cahiers de Biologie Marine* 15: 215-227.

de Wolf P (1973) Ecological observations on the mechanisms of dispersal of barnacle larvae during planktonic life and settling. *Netherlands Journal of Sea Research* 6: 11-29

Dulvy NK , Sadovy N, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4: 25-64.

Dumont C, Roy JS, Himmelman JH (2008) Predation by the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* on capsular egg masses of the whelk *Buccinum undatum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(5): 1025-1031.

Efford IE (1970) Recruitment to sedentary marine populations as exemplified by the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* 18: 293-308.

Ekarante SUK, Crisp DJ (1984) Seasonal growth studies of intertidal gastropods from shell micro-growth band measurements, including a comparison with alternative methods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64: 183-210.

Bibliografía

Epstein S, Lowenstam HA (1953) Temperature shell-growth relation of recent and interglacial Pleistocene shoal-water biota from Bermuda. *Journal of Geology* 61: 424-438.

Epstein S, Buchsbaum R, Lowenstam HA (1951) Carbonate water isotopic temperature scale. *Geological Society of American Bulletin* 62: 417-426.

Escofet AM, Orensanz JM, Olivier SR, Scarabino V (1977) Biocenología bentónica del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodologías, experiencias y resultados del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 5 (1): 59-82.

Etter RJ (1989) Life-history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. *Ecology* 70: 1857-1876.

Fabiano G, Riestra G, Santana O, Delfino E, Foti R (2000) Consideraciones sobre la pesquería del caracol fino *Zidona dufresnei* (Mollusca, Gastropoda) en el Uruguay: período 1996-1998. En: Recursos pesqueros no tradicionales: moluscos bentónicos marinos. Ed. Miguel Rey. Proyecto URU/92/003: 114-142. INAPE-PNUD.

Federighi H (1931) Studies on the oyster drill (*Urosalpinx cinerea* Say). *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 47: 83-115

Fletcher RI (1987) Three optimization problems of year class-analysis. *Journal Du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer* 43:169-176

Forsythe JW, Hanlon RT (1988) Effect of temperature, on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology* 98: 369-379.

Fretter V y Graham A (1962) British prosobranchs molluscs: their functional anatomy and ecology. The Ray Society Series, 144. Ray Society: London, UK. 755 pp.

Gage JD (1990) Skeletal growth bands in brittle stars: Microstructure and significance as age markers. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 209-224.

Gallardo CS (1979) Developmental pattern and adaptations for reproduction in *Nucella crassilabrum* and other muricean gastropods. *Biological Bulletin* 157: 453-463.

Bibliografía

Gallardo CS (1994) Efecto de diferentes salinidades en la sobrevivencia embrionaria y desarrollo intracapsular del gastropodo *Concholepas concholepas* (Brugière 1789) bajo condiciones de laboratorio. Revista de Biología Marina 29 (2): 263-279.

Gallardo CS, González K (1994) Ovipostura y desarrollo intracapsular de *Xantochorus cassidiformis* (Blainville, 1832) (Gastropoda: Muricidae) de la costa sur de Chile. Gayana Zoologica 58 (1): 79-90.

Garcia SM (Ed.), Kolding J, Rice J, Rochet MJ, Zhou S, Arimoto T, Beyer J,

Borges L, Bundy A, Dunn D, Graham N, Hall M, Heino M, Law R, Makino M,

AD, Simard F, Smith, ADM, Symons D (2011) Selective fishing and balanced harvest in relation to fisheries and ecosystem sustainability. Report of a scientific workshop organized by the IUCN-CEM Fisheries Expert Group (FEG) and the European Bureau for Conservation and Development (EBCD) in Nagoya (Japan), 14–16 October 2010. Gland, Switzerland and Brussels, Belgium: IUCN and EBCD. iv + 33pp.

Gera SM (2009) Egg Capsule Hatching Success in *Rapana venosa* and *Urosalpinx cinerea* in relation to temperature and salinity. A Thesis Presented to The Faculty of the School of Marine Science The College of William and Mary in Virginia, 118pp.

Gedron L (1992) Determination of the size at sexual maturity of the waved whelk *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758, in the gulf of St. Lawrence, as a basis for the establishment of a minimum catchable size. Journal of Shellfish Research 11 (1): 1-7.

Giese AC, Pearse JS (1974) Introduction: General Principles. In: Reproduction of Marine Invertebrates Giese AC and Pearse JS (Eds) 1: 1-49. Academic Press: New York.

Giménez J (2003) Biología reproductiva y crecimiento del caracol *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Caenogastropoda: Volutidae) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de doctorado de la Universidad de Buenos Aires, Argentina. 147 pp.

Giménez J, Penchaszadeh PE (2002) The reproductive cycle of *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Caenogastropoda: Volutidae) from the southwestern Atlantic Ocean. Marine Biology 140: 755-761.

Bibliografía

Giménez J, Penchaszadeh PE (2003) Size at first sexual maturity in *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) of the south-western Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina). Marine Biology 83: 293-296.

Giménez J, Brey T, Mackensen A, Penchaszadeh PE (2004) Age, growth, and mortality of the prosobranch *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, South-western Atlantic Ocean. Marine Biology 145: 707-712.

Giménez J, Lasta M, Bigatti G, Penchaszadeh PE (2005) Exploitation of the volute snail *Zidona dufresnei* in Argentine waters, southern Atlantic Ocean. Journal of Shellfish Research 24: 1135-1140

González R, Narvarte M, Perier M, Sawicki S, Filippo P, Curtolo L, Carbajal M (2003) Propuesta de gestión para el ANP Bahía de San Antonio, a partir de los conceptos y metodologías de Manejo Costero Integrado. IV Congreso ASAE "Las Áreas Protegidas y la Gente". 23pp.

Gosselin LA, PY Qian (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Marine Ecology Progress Series 146: 265-282.

Hadfield MG (1989) Latitudinal effects on juvenile size and fecundity in *Pentaloconchus* (Gastropoda). Bulletin of Marine Science 45: 369-376.

Hawkins LE, Hutchinson S (1988) Egg capsule structure and hatching mechanism of *Ocenebra erinacea* (L.) (Prosobranchia: Muricidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 313: 353-374.

Herrmann M, Laudien J, Penchaszadeh PE, Arntz WE (2009) Growth between length frequency distribution and size-increment analysis. Journal of the Hokkaido Fisheries Experimental Station 43: 69-77.

Hickman C.S. (1999) Larvae in invertebrate development and evolution. In The Origin and Evolution of Larval Forms B.K. Hall and M.H. Wake, eds. 21-59. San Diego: Academic Press. 425pp.

Iribarne O (1990) The ecology and harvest of the small Patagonian octopus, *Octopus tehuelchus* (d'Orbigny). Master Science Thesis, University of Washington.

Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, Gagliardini DA, Iribarne OO (2006) Distribution of saltmarsh plant communities associated with

Bibliografía

environmental factors along a latitudinal gradient on the SW Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33: 888-900.

Kaehler S, McQuaid CD (1999) Use of the fluorochrome calcein as an in situ growth marker in the brown mussel *Perna perna*. *Marine Biology* 133: 455-460.

Kaiser P (1977) Beiträge zur Kenntnis der Voluten (Mollusca) in argentinisch-brasilianischen Gewässern (mit der Beschreibung zweier neuer Arten). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* 74:11-26.

Kideys AE (1996) Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) off Douglas, Isle of Man. *Helgolander Meeresunters* 50: 353-368.

Kideys AE, Nash RDM, Hartnoll RG (1993) Reproductive cycle and energetic cost of reproduction of the neogastropod *Buccinum undatum* in the Irish Sea *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73: 391-403.

Lahille F (1895) Contribución al estudio de las volutas argentinas. *Revista del Museo de La Plata* VI, 296-344.

Lasta M, Ciocco N, Bremec C, Roux A (1998) Moluscos bivalvos y gasteropodos. En: E. Boschi (Ed.). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos. Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.

Leiva GE, Castilla JC (2002) A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 283-300.

Leiva GE, Muñoz JE, Navarro JM (1998) Desarrollo intracapsular y mecanismos de eclosión del caracol trumulco *Chorus giganteus* (Gastropoda: Muricidae), bajo condiciones de laboratorio. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 157-167.

Levitan DR, McGovern TM (2005) The Allee effect in the sea marine en: *Marine conservation biology: the science of maintaining the sea's biodiversity*. Elliot A. Norse and Larry B. Crowder eds. Island Press, Washington, DC. 47-57pp

Lord A (1986) Are the contents of egg capsules of the marine gastropod *Nucella lapillus* (L) axenic?. *American Malacological Bulletin* 4: 201-203

- Luzzato D (2006)** The biology and ecology of the giant free egg capsules of *Adelomelon brasiliiana* Lamarck, 1811 (Gastropoda: Volutidae). *Malacologia* 49 (1): 107-119.
- Martel A, Larrivé DH, Himmelman JH (1986)** Behaviour and timing of copulation an egg laying in the neogastropoda *Buccinum undatum* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 96: 27-42.
- Martel A, Larrivé DH, Himmelman JH (1986)** Reproductive cycle and seasonal feeding activity of the neogastropod *Buccinum undatum*. *Marine Biology* 92: 211-221
- Martinetto P, Daleo P, Escapa M, Alberti J, Isacch JP, Fanjul E, Botto F, Piriz ML, Ponce G, Casas G, Iribarne O (2010)** High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88: 357-364.
- Martínez S, del Río C (2002).** Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. *Anales de Biología* 24: 121-130.
- Martinetto P, Teichberg M, Valiela I, Montemayor D, Iribarne O (2011)** Top-down and bottom-up regulation in a high nutrient-high herbivory coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 432: 69-82.
- Matthews-Cascon H, Rocha-Barreira C, Penchaszadeh PE y Bigatti G (2010)** Description of egg capsules of *Voluta ebraea* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Neogastropoda). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 9 (93): 237-244.
- Medina AI (2013)** Variabilidad genética y morfológica de *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) (Neogastropoda: Volutidae) en tres poblaciones del mar argentino. Tesis doctoral de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 154pp
- Miloslavich P, Penchaszadeh PE, Bigatti G (2007)** Imposex en gastrópodos de Venezuela. *Ciencias Marinas*: 33(3): 319-324.
- Morsan EM (2000)** Dinámica poblacional y explotación pesquera de la almeja púrpura, *Amiantis purpurata* Lam. Tesis doctoral de la Universidad Nacional del Sur, Argentina. 185 pp.

Bibliografía

Morsán EM, Ciocco NF (2004) Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). Fisheries Research 69: 343–348.

Morton B (1986) The diet and prey capture mechanism of *Melo melo* (Prosobranchia: Volutidae). Journal of Molluscan Studies 52: 156-160.

Naegel LCA, Gomez del Padro-Rosas MC (2004) Embriogénesis y desarrollo larvario intra-capsular de *Plicopurpura pansa* (Gould, 1853) (prosobranchia, Muricidae) en condiciones de laboratorio. Ciencias Marinas 30 (2): 297-310.

Narvarte MA (2006) Biology and fishery of the whelk *Buccinanops globulosum* (Kiener, 1834) in northern coastal waters of the San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). Fisheries Research 77 (2): 131-137.

Narvarte M, Storero L, Avaca S, Roche A (2009) Las pesquerías costeras de invertebrados y peces del Golfo San Matías. Bases científicas para un manejo sustentable. Serie Cuadernos del Golfo, N°5. Proyecto PID N° 371. Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. 44 pp.

Narvarte MA, Morsan EM (2000) Evaluación de la temporada de pesca 2000 de la vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) en la zona noroeste del Golfo San Matías. Inf. Téc. IBMP Almirante Storni N° 04/00. Programa 608 Pesquerías, Proyecto Promarpes, 22 pp.

Narvarte MA, González R, Filippo P (2007) Artisanal mollusk fisheries in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina): An appraisal of the factors contributing to unsustainability, Fisheries Research 87 (1): 68-76.

Nasution S (2003) Intra-capsular development in marine gastropods *Buccinum undatum* (Linnaeus, 1758). Jurnal Natur Indonesia 5 (2): 124-128

Nicholson GJ y Evans SM (1997) Anthropogenic impacts on the stocks of the common whelk *Buccinum undatum* (L.). Marine Environmental Research 44, 305–314.

Olive PJW (1980) Growth lines in Polychaete jaws (teeth). En: skeletal growth of aquatic organisms. Rhoads Dc and Lutz RA (eds.) Plenum Press, New York. Pp 561-594.

Bibliografía

Olive PJW (1995) Annual breeding cycles in marine invertebrates and environmental temperature: probing the proximate and ultimate causes of reproductive synchrony. *Journal of Thermal Biology* 20 (1/2): 79-90.

Pauly, D, Munro JL (1984) Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *ICLARM Fishbyte* 2: 21

Pearse JB, Thorson G (1967) The feeding and reproductive biology of the whelk, *Neptunea antiqua* (L.)(Gastropoda, Prosobranchia). *Ophelia* 4: 277-314

Pechenik JA (1978) Adaptations to intertidal development: studies on *Nassarius obsoletus*. *Biological Bulletin* 154: 282-291.

Pechenik JA (1979) Role of encapsulation in invertebrates life stories. *American Naturalist* 114 (6): 859-870.

Pechenik JA (1982) Ability of some gastropods egg capsules to protect against low salinity stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 63: 195-208

Pechenik JA (1983) Egg capsules of *Nucella lapillus* (L.) protect against low- salinity stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 71: 165-179.

Pechenik JA (1986) The encapsulation of eggs and embryos by Mollusca: An overview. *American Malacological Bulletin* 42: 165-172.

Penchaszadeh PE (1971a) Aspectos de la embriogénesis de algunos gasterópodos del género *Buccinanops* d'Orbigny, 1841 (Gastropoda, Prosobranchiata, Buccinidae). *Physis* 30 (81): 475-482.

Penchaszadeh PE (1971b) Observaciones sobre la reproducción y ecología de *Dorsanum moniliferum* (Valenciennes, 1834) (Gastropoda: Buccinidae) en la región de Mar del Plata. *Neotropica* 17 (53): 49-54.

Penchaszadeh PE (1988) Reproductive patterns of some South American prosobranchia as a contribution to classification. *Malacological Review suppl.* 4: 284-287.

Penchaszadeh PE, de Mahieu GG (1976) Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico Sudoccidental. *Volutidae*. *Physis* 35 (91): 145-153.

Bibliografía

Penchaszadeh PE, Rincón A (1996) Eggs capsules and development of *Prunum prunum* (Gmelin, 1791) (Prossobranchia: Marginellidae) from the Venezuelan Caribbean. *The Veliger* 39 (1): 83-86.

Penchaszadeh PE, Segade (2009) Spawn characteristics in *Adelomelon ferussacii* (Donovan, 1824) (Gastropoda: Volutidae) from southern Patagonia, Argentina. *The Nautilus* 123 (3): 172-176.

Penchaszadeh PE, Miloslavich P, Lasta M, Costa PMS (1999) Egg capsules in the genus *Adelomelon* (Caenogastropoda: Volutidae) from the Atlantic coast of South America. *The Nautilus* 113: 56-63.

Penchaszadeh PE, Averbuj A, Cledon, M (2001) Imposex in gastropods from Argentina (South-Western Atlantic). *Marine Pollution Bulletin*, 42: 790-791.

Penchaszadeh PE, Sanchez-Antelo C, Zabala S, Bigatti G (2009) Reproduction and imposex in the edible snail *Adelomelon ancilla* from northern Patagonia, Argentina. *Marine Biology* 156: 1929-1939

Peralta AC, 2012. Ecología, reproducción y amenazas potenciales concernientes a *Voluta musica* (Caenogastropoda Volutidae) en el noreste de la península de Araya, Venezuela. Tesis doctoral de la Universidad Simón Bolívar, Venezuela. 158 pp.

Peralta AC, Miloslavich PE, Bigatti G (2012) Comparación de la abundancia, estructura de tallas y fecundidad de *Voluta musica* (Caenogastropoda: Volutidae) en tres sitios de la costa norte de la Península de Araya, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 60 (1): 165-172.

Pereyra P (2006) Estructura de tallas, proporción de sexos y descripción de la puesta de capsulas de una población de *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) en la Bahía de San Antonio: estudio de línea de base frente a un posible dragado en una zona cercana. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas Universidad Nacional del Sur. 44 pp.

Pereyra P, Narvarte MA, Martín MR (2009) Notes on oviposition and demography of a shallow water population of the edible snail *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) living in San Antonio Bay (northern Patagonia, Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89 (6): 1209-1214.

Perron FE (1981) The partitioning of reproductive energy between ova and protective capsules in marine gastropods of genus *Conus*. *American Naturalist* 118 (1): 110-118

Bibliografía

Piola AR, Scasso LM (1988) Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta* 15: 33-51.

Poppe GT, Gotto Y (1992) *Volutes*. 348pp.

Ponder WF (1973) The origin and evolution of the Negastropoda. *Malacologia* 12 (2):295-338.

Ponder WF, Colgan DJ, Healy JM, Nützel A, Simone LRL, Strong EE (2007) Caenogastropoda. En: *Molluscan Phylogeny*, Ponder W, Lindberg D (eds), University of California Press, Los Angeles, 331-383 pp

Przeslawski R (2004) A review of the effects of environmental stress on embryonic development within intertidal gastropod egg masses. *Molluscan Research* 24: 43-63.

Przeslawski R (2005) Combined effects of solar radiation and desiccation on the mortality and development of encapsulated embryos of rocky shore gastropods. *Marine Ecology Progress Series* 298: 169-177.

Przeslawski RA, Davis R, Bekendorf K (2004) Effects of ultraviolet radiation and visible light on the development of encapsulated molluscan embryos. *Marine Ecology Progress Series* 268: 151-160.

Ram JL, Gallardo CS, Ram ML, Croll RP (1998) Reproduction-associated immunoreactive peptides in the nervous systems of prosobranch gastropods. *Biological Bulletin* 195: 308-318.

Rawlings TA (1990) Associations between egg capsule morphology and predation among populations of the marine gastropod, *Nucella emarginata*. *Biological Bulletin* 179: 312-325.

Rawlings TA (1994) Encapsulation of eggs by marine gastropods: effect of variation in capsule form on the vulnerability of embryos to predation. *Evolution* 48: 1301-1313.

Rawlings TA (1996) Shields against ultraviolet radiation: an additional protective role for the egg capsules of benthic marine gastropods. *Marine Ecology Progress Series* 136: 81-95.

Ré ME (1989) Estudios ecológicos sobre el crecimiento y la alimentación de *Octopus tehuelchus* d'Orbigny en Puerto Lobos, Golfo San Matías. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Rhoads DC, Lutz RA (1980) Growth Patterns within the molluscan shell: An overview. En: *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York. 203-254.

Bibliografía

Richardson CA (1987) Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle *Anadara granosa* (L.) and their use in age determination. *Journal of Experimental Marine and Biological Ecology* 111: 77-98.

Richardson CA (1989) An analysis of the microgrowth bands in the shell of the common mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 69: 477-491.

Richardson CA (2001) Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine biology: an Annual Review*. 39: 103-164.

Richardson CA, Crisp DJ, Ruham NW (1979) Tidally- deposited growth bands in the shell of the common cockle *Cerastoderma edule* (L.). *Malacologia* 18: 277-290.

Richardson CA, Peharda M, Kennedy P, Onofri V (2003) Age, growth rate and season of recruitment of *Pinna nobilis* (L) in the Croatian Adriatic determined from Mg:Ca and Sr:Ca shell profiles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 1-16.

Richardson CA, Saurel C, Barroso CM, Thain J (2005) An evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiquata* using operculum striae, statolith growth rings and elemental ratios in the shell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 325: 55-64.

Riestra G, Fabiano G (2000) Moluscos gasterópodos de interés socio-económico para el Uruguay. En *Recursos pesqueros no tradicionales: moluscos bentónicos marinos*. M. Rey (eds.). Proyecto INAPE- PNUD URU/92/003. 75-81.

Rivest BR (1983) Development and the influence of nurse egg allotment on hatching size in *Searlesia dira* (Reeve, 1846) (Prosobranchia, Buccinidae). *Journal of Experimental Marine Biological and Ecology* 69: 217-241.

Rhoads C, Lutz RA (1980) Skeletal growth of aquatic organisms. En: *skeletal growth of aquatic organisms*. Rhoads Dc and Lutz RA eds. Plenum Press, New York.

Roche A, Maggioni M, Narvarte M (2011) Predation on egg capsules of *Zidona dufresnei* (Volutidae): ecological implications. *Marine Biology* 158: 2787-2793

Bibliografía

Roche A, Maggioni M, Rumi A y Narvarte M (2013) Duration of intracapsular development of *Zidona dufresnei* in its southern distributional limit. American Malacological Bulletin 31(1): 83-89.

Roller RA, Stickle WB (1989) Temperature and salinity effects on the intracapsular metabolic rates and survival to hatching of *Thais haemastoma canaliculata* (Gray) (Prosobranchia, Muricidae) under laboratory conditions. American Malacological Bulletin 6: 189-197.

Santarelli L, Gross P (1985) Age and growth of the whelk *Buccinum undatum* L. (Gastropoda: Prosobranchia) using stable isotopes of the shell and operculum striae. Oceanologica Acta 8, 221-229.

Saglam H, Duzgunes E (2007) Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87: 953-957.

Schnute J (1981) A versatile growth model with statistically stable parameters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 38: 1128-1140.

Schöne BR, Rodland D, Wehrmann A, Heidel B, Oschmann W, Zhang Z, Fiebig J, Beck L (2006) Combined sclerochronologic and oxygen isotope analysis of gastropod shells (*Gibula cineraria*, North Sea): life-history traits and utility as high-resolution environmental archive for kelp forests. Marine Biology 150(6):1237-1252.

Sebens KP (1987) The ecology of indeterminate growth in animals. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 371-407.

Shepherd SA, Al-wahaibi D, Al-Azri AR (1995) Shell growth checks of the Omani abalone *Haliotis mariae*. Marine and Freshwater Research 46: 575-582.

Smith BS (1971) Sexuality in the american mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. Proceedings of the Malacological Society of London 39: 377-378.

Solem GA (1991) Gastropods (snails and slugs). In The New Encyclopedia Britanica, 15^o ed. Encyclopedia Britanica, Chicago. pp. 311-321.

Spight TM (1975) Factors extending gastropod embryonic development and their selective cost. Oecologia 21: 1-16.

Bibliografía

Spight TM (1976a) Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. *Biological Bulletin* 150: 491-499.

Spight TM (1976b) Ecology of hatching size for marine snails. *Oecologia* 24:283-294.

Spight TM (1977) Do intertidal snails spawn in the right places?. *Evolution* 31: 682-691.

Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford. 249 pp.

Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP (1999) What is Alle effect?. *Oiko* 87: 185-190.

Stockman-Bosbach R, Althoff J (1989) A correlated morphological and biochemical study of capsular fluid of *Nucella lapillus* (Gastropoda: Prosobranchia: Muricidae). *Marine Biology* 102: 283-289.

Stoner AW, Ray-Culp M (2000) Evidence for Alle effects in an over-harvested marine gastropod: density-dependent mating and egg production. *Marine Ecology Progress Series* 202: 297-302.

Storero L, Ocampo-Reinaldo M, González R, Narvarte M (2010) Growth and life span of the small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia): three decades of study. *Marine Biology* 157 (3): 555-564.

Strathmann MF (1987) *Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast*. University of Washington Press, Seattle.

Sullivan CH, Maguel TK (1984) Formation, organization, and composition of the egg capsule of the marine gastropod, *Ilyanassa obsoleta*. *Biological Bulletin* 167: 378-389.

Takamaru N, Fuyi A (1981) Reproductive cycle of the neptune welk. *Neptunea arthritica* (Bernardi), in Southern Hokkaido. *Aquaculture* 29: 78-87.

Teichberg M, Fox SE, Olsen YS, Valiela I, Martinetto P, Iribarne O, Muto EY, Petti MAV, Corbisier TN, Soto-Jiménez M, Páez-Osuna F, Castro P, Freitas H, Zitelli A, Cardinaletti M y Tagliapietra D (2010) Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology*, 16: 2624-2637.

Bibliografía

Thorson G (1946) Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. Serie Plankton 4: 1-52.

Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biological Review 25: 1-145.

Torroglosa E, Giménez J (2010) Temporal variation in size at maturity of the snail *Zidona dufresnei* from the southwestern Atlantic Ocean after ten years of fishery exploitation. Aquatic Biology 11: 163-167.

Urban HJ (2000) Métodos y conceptos de la ecología de poblaciones. Con énfasis en la dinámica poblacional de invertebrados y peces marinos. Universidad del Valle, Calí. Colombia. 181pp.

Valentinsson D (2002) Reproductive cycle and maternal effects on offspring size and number in the neogastropod *Buccinum undatum* (L.). Marine Biology 140: 1139-1147.

Von Bertalanffy L (1938) A quantitative theory of organic growth. Human Biology 10: 181-213.

Wells JW (1963) Coral growth and geochronometry. Nature 197: 948-950.

West DL (1978) Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) I. Male genital system. The Veliger 20: 266-273.

West DL (1979a) Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) II. Spermatogenesis. The Veliger 21: 1-9.

West DL (1979b) Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) III. Female genital system. The Veliger 21: 432-438.

West DL (1981) Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) 4. Oogenesis. The Veliger 24: 28-38.

Williams G, Sapoznik M, Ocampo-Reinaldo M, Solis M, Narvarte M, González R, Esteves JL, Gagliardini, A (2010) Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. International Journal of Remote Sensing 31 (17): 4531–4542.

Bibliografía

Wraith J, Przeslawski R, Davis AR (2006) UV-Induced mortality in encapsulated intertidal embryos: are mycosporine-like amino acids an effective sunscreen? *Journal of Chemical Ecology* 32: 993-1004.

Zabala MS (2013) Ecología trófica, crecimiento y reproducción en el gasterópodo *Adelomelon ancilla* en el Golfo Nuevo. . Tesis Doctoral de la Universidad de Buenos Aires, Argentina. 180pp.

ANEXO I

PROTOCOLO GENERAL PARA EL TRATADO Y CONFECCIÓN DE LOS CORTES HISTOLÓGICOS EN PARAFINA

Fijación:

Solución stock

Para 900 ml:

Agua de mar filtrada 300 ml

Alcohol 96º 300 ml

Formol 40% 200 ml

Glicerina 100 ml

Al momento de ser usado, a un volumen de 450 ml de solución stock se agregaron 50 ml de ácido acético glacial.

Deshidratación:

- 1) Alcohol 96º 1 por dos (2) horas,
- 2) Alcohol 96º 2 por dos (2) horas,
- 3) Alcohol 100º 1 por una (1) hora,
- 4) Alcohol 100º 2 por una (1) hora,
- 5) Xileno 1 por una (1) hora,
- 6) Xileno 2 por una (1) hora,
- 7) Xileno más parafina por tres (3) horas,
- 8) Parafina 3 a 8 horas.
- 9) Confección de tacos.

Tinción:

Desparafinado:

- | | |
|----------|-----------------|
| 1- Xilol | 5´ |
| 2- Xilol | 6 baños rápidos |

Anexo

Hidratación:

3- Alcohol 100º	6 baños rápidos
4- Alcohol 100º	6 baños rápidos
5- Alcohol 96º	6 baños rápidos
6- Alcohol 70º	6 baños rápidos
7- Alcohol 50	6 baños rápidos
8- Agua destilada	6 baños rápidos

Tinción:

9- Hematoxilina de Harris	15´´
10-Agua de red	5´

Azulado:

11- Alcohol ácido	2´
12-Agua de red	5´
13-NaHCO ₃	1´
14-Agua de red	5´

Contratinción:

15- Alcohol 96º	3´
16-Eosina y (acuosa)	15´´

Deshidratación:

17- Alcohol 96º	6 baños rápidos
18- Alcohol 96º	6 baños rápidos
19- Alcohol 100º	6 baños rápidos
20- Alcohol 100º	6 baños rápidos

Aclarado:

21-Xileno	6 baños rápidos
22-Xileno	6 baños rápidos

ANEXO II

Roche A, Maggioni M y Narvarte M (2011) Predation on egg capsules of *Zidona dufresnei* (Volutidae): ecological implications. Marine Biology 158: 2787-2793.

Roche A, Maggioni M, Rumi A y Narvarte M (2013) Duration of intracapsular development of *Zidona dufresnei* in its southern distributional limit. American Malacological Bulletin 31(1): 85-89.